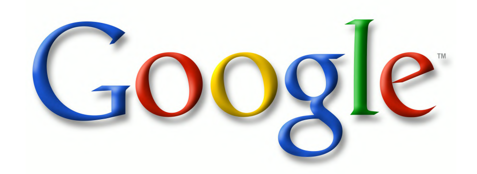
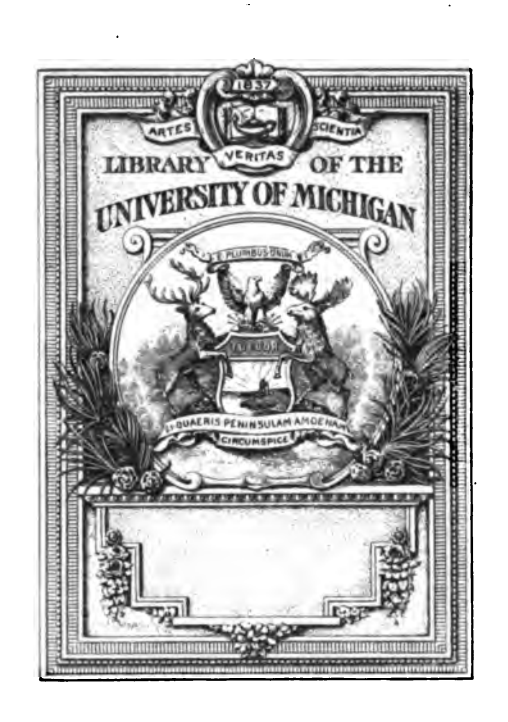
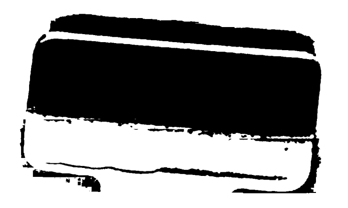



1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



STUDIEN

ZUR

ENERGETIK DER PFLANZE

VON

Wilhelm Friedrich Philipp
W. PFEFFER,
ORD. MITGLIED DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

Des XVIII. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe
der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

Nº III.

LEIPZIG
BEI S. HIRZEL.
1892.

Das Manuscript eingeliefert am 9. December 1891.
Der Druck beendet am 12. Februar 1892.

Inhaltsübersicht.

A. Allgemeiner Theil.

B. Specieller Theil.



STUDIEN

ZUR

ENERGETIK DER PFLANZE

VON

DR. W. PFEFFER.

A. Allgemeiner Theil.

I. Einleitung.

Gemeinsam mit aller Naturwissenschaft findet die Physiologie eine Hauptaufgabe darin, das Geschehen im Organismus auf nähere und fernere Ursachen zurückzuführen, also aus dem Zusammenhang und der Verkettung der bedingenden Factoren ein causales Verständniss der uns entgegentretenden Erscheinungen anzubahnen, und ein Fortschritt ist schon dann erreicht, wenn solche Zergliederung zunächst auf complexe Grössen führt, deren weitere Zerlegung eine fernere Aufgabe vorstellt[1]). Ist aber der empirischen Forschung die mehr oder weniger weitgehende Aufhellung einer Summe von einzelnen Vorgängen gelungen, so wird es unabweislich Bedürfniss, unter Abstraction von allen Besonderheiten ganz im Allgemeinen nach Erkenntniss der Mittel und der Wege zu streben, welche in den verschiedenen Combinationen zu den überaus mannigfachen Erfolgen führen, die uns in der Entwicklung und der Lebensthätigkeit des Organismus entgegentreten.

In diesem Sinne soll hier, mit specieller Berücksichtigung der mechanischen Leistungen, eine Energetik der Pflanze versucht werden. Es handelt sich demgemäss um den Gewinn von Energie im Organismus und um die Erkenntniss der Mittel und Wege, vermöge welcher Energie zum Betriebe physiologischer Leistungen nutzbar gemacht wird. Zum Verständniss dessen sind natürlich die in der Pflanze gebotenen Dispositionen in allseitiger Weise zu beachten, denn von diesen, also vom Apparate, hängt die Möglichkeit und die Form

1) Vergl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 2; Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Band I, p. 471.

einer Leistung ebensowohl im Organismus wie in einer Maschine ab, die je nach ihren Eigenschaften mit gleicher Betriebskraft Verschiedenes vollbringt. Jedenfalls aber setzt jede Leistung Aufwand und Verwandlung von Energie voraus und mit Bezug auf die Leistungen des Organismus darf deshalb von Kraftwechsel, Energiewechsel oder Energetik geredet werden.

Der gesammte mannigfache Complex der Bedingungen und Verhältnisse, welche im lebendigen Getriebe zusammengreifen, liegt bekanntlich nicht durchsichtig vor uns, vielmehr ist nur in einzelne Thätigkeiten und Leistungen des Organismus ein mehr oder minder tiefer causaler Einblick gewonnen. Somit ist eine abschliessende Energetik unmöglich, da Betriebskräfte und Vermittlung von Leistungen durch diese sich natürlich nur so weit präcisiren lassen, als der Vorgang des Geschehens genugsam aufgedeckt ist.

Kann somit eine physiologische Energetik nur eine fragmentarische Pionierarbeit werden, so ist ein solcher Versuch doch jedenfalls gerechtfertigt. Denn abgesehen von dem Bedürfniss nach der Gewinnung allgemeinerer Gesichtspunkte, liegt der Nutzen dieser in der befruchtenden Rückwirkung auf die empirische Forschung. Eine eingehendere Studie in unserer Richtung ist aber bisher überhaupt nicht angestellt[1], und die immer wiederkehrende Tendenz, die in der Athmung disponibel werdende Energie direct als Quelle aller Betriebskraft anzusprechen, ist ein Zeugniss dafür, dass eine klarere Auffassung der obwaltenden Verhältnisse nicht Gemeingut geworden ist. Denn thatsächlich liefern anderweitige Energiepotentiale die nächste Betriebskraft für mannigfache Leistungen und die summarische Bezugnahme auf die Athmung ist in causaler Hinsicht ganz unbefriedigend, so lange jeder Aufschluss darüber fehlt, wie die Ueberführung der disponibel werdenden chemischen Energie in mechanische Leistungen vermittelt wird. Welche Beziehungen in Wirklichkeit zwischen dem Stoffwechsel, speciell also auch der Athmung und den mechanischen Leistungen bestehen, das dem Wesen nach thunlichst klar zu legen, ist ebenfalls eine der hier zu behandelnden Aufgaben.

---

1) Allgemeinere Betrachtungen finden sich meines Wissens nur in meiner Physiologie (Bd. II, Kap. 1). Naturgemäss fielen diese Betrachtungen fragmentarisch aus, doch treffen sie in der Hauptsache das Wesen der Sachlage.

Bei den allgemeinen energetischen Betrachtungen muss zwar an bekannte Leistungen angeknüpft werden, doch treten diese und ihre Besonderheiten dabei derart in den Hintergrund, dass es vortheilhaft schien, in einem speciellen Theil die Energetik einiger Wachsthums- und Bewegungsvorgänge besonders zu beleuchten. Doch wird auch hierbei die Rücksicht auf die allgemeine Energetik allein massgebend sein und es kann demgemäss nicht beabsichtigt werden, die gewählten Beispiele allseitig zu discutiren, oder die Gesammtheit aller Leistungen zu behandeln, wodurch diese Abhandlung unvermeidlich zu einem Handbuch des Kraftwechsels erweitert würde.

Indem wir speciell die Energetik ins Auge fassen, kommt die Materie zunächst nur als Träger und Angriffspunkt von Kräften in Betracht. Demgemäss sind stoffliche Aenderungen und chemische Umsetzungen nur so weit zu berücksichtigen, als diese ganz im Allgemeinen von Bedeutung für den Energiewechsel sind. Weiteres Eingehen auf den Stoffwechsel, somit auch auf die Bedeutung der Qualität der Nahrung, ist an dieser Stelle nicht nöthig, da wir überhaupt voraussetzen, dass alle Bedingungen für Leben und Lebensthätigkeit geboten sind. Für den denkenden Forscher bedarf es keiner besonderen Betonung, dass Bestehen, Arbeitsthätigkeit und Fortkommen der Organismen an das innige und unlösbare Zusammenwirken von Stoff und Kraftwechsel gekettet sind[1]. Die getrennte Betrachtung der Lebensvorgänge nach der stofflichen und energetischen Seite ist überhaupt nur aus praktischen Rücksichten geboten und wird durch unsere psychischen Fähigkeiten bedingt, welche über die dualistische Auffassung von Materie und Energie nicht hinauszukommen vermochten.

Liegen die hauptsächlichen Schwierigkeiten für eine Energetik der Pflanze in den physiologischen Kenntnissen, die, wie hervorgehoben wurde, vermöge der lückenhaften Einsicht in die Mechanik der Vorgänge überhaupt nicht gestatten etwas Abschliessendes zu liefern, so ist doch nicht zweifelhaft, dass eine allseitigere und allen Verhältnissen Rechnung tragende Durchbildung der Energetik auf dem Gebiete der Physik und Chemie in vieler Hinsicht der physiologischen Energetik förderlich sein wird. Denn wenn auch das Energieprincip

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 2.

— das neben der Erhaltung der Materie ein Grundprincip aller Naturwissenschaft ist — insbesondere die ganze Physik umrahmt und durchdringt, und für manche Gebiete in ausgezeichneter Weise durchgebildet wurde, so sind doch die in jüngerer Zeit sich mehrenden Bestrebungen nach einer allgemeinen Energetik[1]) ein sprechendes Zeugniss für den Mangel einer solchen. Unzweifelhaft wird u. a. auch solche allseitigere Fortbildung der Energetik in manchen bisher vernachlässigten Gebieten zu Allgemeinbegriffen und damit zu präciserer Ausdrucksweise führen, deren Mangel in einigen für uns in Betracht kommenden Verhältnissen eine etwas schwerfällige und ungelenkige Darstellung unvermeidlich zur Folge haben muss.

II. Allgemeines über Leistungen und Energiepotentiale.

Alles Geschehen im Weltall ist an Energiewechsel gekettet und die Thätigkeit des Organismus erfordert, ebenso gut wie eine Maschine, den Umsatz von Spannkraft in lebendige Kraft oder anders ausgedrückt die Schaffung und Verwendung leistungsfähiger Energiepotentiale. Die dauernde Thätigkeit macht natürlich mit dem Verluste an Betriebsenergie einen Ersatz dieser nothwendig und im Allgemeinen wird die Zufuhr von Energie in die Pflanze durch Einführung materieller Körper oder durch Wärme (einschliesslich Licht), Elektricität, mechanische Wirkungen vermittelt. Dieser Energiegewinn und insbesondere die Aufdeckung der Mittel und Wege, durch welche Energie im Dienste des Organismus umgesetzt und nutzbar gemacht wird, bildet den allgemeinen Rahmen des grossen Problems der physiologischen Energetik.

Wie verwickelt Umsatz und Nutzbarmachung der Energie im Getriebe des Organismus sich immerhin gestalten mag, jedenfalls handelt es sich um Transformation und Ausnutzung von Energie, welche von aussen in den Organismus gelangt, durch welche also ebensowohl an anderer Stätte ein Geschehen in todter Masse herbeigeführt werden könnte. Specifische nur dem Leben dienstbare Energie (Kraft) ist mit dieser Überlegung und dem Princip der Erhaltung der Energie ausgeschlossen,

1) Vgl. z. B. Helm, Lehre von der Energetik 1887; Meyerhoffer, Zeitschrift für phys. Chemie, 1891, Bd. VII, p. 544; Ostwald, Studien zur Energetik in Berichte d. Kgl. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften 1891, p. 271.

welches, wie die Erhaltung der Substanz, ein Fundament aller Naturwissenschaft bildet.

Uebrigens deutet auch keine Erfahrung auf eine Transformationsentstehung specifischer Energieformen innerhalb des Organismus; vielmehr treten uns in diesem, wenn von allen Besonderheiten in den Functionen und Erfolgen abgesehen wird, keine anderen Energie- und Leistungsformen entgegen als in todten Systemen. Die grosse Mannigfaltigkeit in der Entwicklung, überhaupt in dem ganzen mechanischen Getriebe, wird eben durch das überaus mannigfache Zusammengreifen verschiedenster Umstände und Bedingungen erzielt, welche im Verlaufe des Lebens durch sich selbst neue Constellationen und Dispositionen schaffen, durch welche das reale Geschehen in einer den Verhältnissen entsprechenden, im Allgemeinen selbstregulatorischen Weise geleitet und nach Bedürfniss in neue Bahnen gelenkt wird. Durch solche Thätigkeit und Verkettung wird also ebensowohl die Herstellung nutzbarer Energiepotentiale in quantitativer und qualitativer Hinsicht variirt, als auch die disponible Energie durch Darbietung veränderter oder neuer Angriffspunkte zu verschiedensten Leistungen nutzbar gemacht. Mit einem genügend variirten Zusammenwirken in diesem allgemeinen Sinne ist natürlich beliebige Mannigfaltigkeit zu erreichen. Causal verständlich aber wird das Geschehen, im Organismus, wie in jedem Apparate, nur bei ausreichendem Einblick in das ganze Getriebe, und in der Besonderheit, Veränderlichkeit und Mannigfaltigkeit des Zusammengreifens verschiedenster Umstände und Factoren liegt das Wesen des physiologischen Apparates, d. h. der Leistungen des lebendigen Organismus, gegen welchen selbst der complicirteste und veränderungsfähigste Apparat aus Menschenhand immer nur ein höchst einfaches Getriebe vorstellt. Immerhin lehrt jede Maschinerie, dass nicht bei alleiniger Beachtung von Quantität und Qualität der Energie, sondern nur bei voller Berücksichtigung des jeweils gebotenen ganzen Complexes der Bedingungen Leistungen und Thätigkeiten wirklich verständlich werden.

In Obigem ist überhaupt nur die Consequenz des Postulates ausgedrückt, dass auch im Organismus alles reale Geschehen dem Causalitätsprincip unterworfen ist, eine Forderung, welche jede gesunde Physiologie anerkennt, wie unvollkommen auch immer die derzeitigen Einblicke sind und obgleich es fraglich ist, ob jemals die volle causale

Aufhellung des vitalen Getriebes gelingen wird. Für lückenlose Einsicht ist ja vollständiges Verständniss des Lebens Voraussetzung. Denn bei Verkettung alles Geschehens führt der weiter und weiter strebende Rückverfolg der näheren und fernsten Ursachen unvermeidlich auf das Innengetriebe des Protoplasten, von dem in letzter Instanz alles Vitale, die Thätigkeit und die Entwicklung des Organismus, abhängt. Somit führt der Weg endlich immer zu dem von lebender Substanz abstammenden und selbst ein Lebewesen vorstellenden Ausgangspunkt des werdenden Organismus, in welchem also schon die specifischen vitalen Constellationen gegeben sind, deren volle Durchsichtigkeit erst ermöglichen könnte zu verstehen, wie und warum der Organismus in bestimmte Entwicklungsbahnen gelenkt wird und seine specifische Thätigkeit entwickelt, in welcher in Wechselwirkung mit der Aussenwelt Stoffe und Kräfte dem Getriebe des Organismus dienstbar gemacht werden. Der Protoplast ist aber selbst ein complicirt aufgebauter Elementarorganismus, in welchem ebenso in dem allgemein gekennzeichneten Sinne specifische und wechselnde Constellationen die mannigfachen und veränderlichen Thätigkeiten bedingen und veranlassen[1]). Ja gerade in diesem Elementarorganismus müssen die für das vitale Getriebe massgebenden Constellationen eine besonders hervorragende Mannigfaltigkeit erreichen, während zugleich die Schwierigkeit der Entzifferung noch dadurch steigt, dass die selbst complex aufgebauten verschiedenartigen Organe und überhaupt die distincten Molekularcomplexe einfacher und höherer Ordnung, auf geringe Grösse, ja unter die Grenze optischer Wahrnehmung zurückgehen und in letzter Instanz die bewirkenden und veranlassenden Ursachen und Mittel in molekularen Veränderungen bestehen[2]).

1) Nachdrücklichst sei betont, dass wir sachgemäss nur das mechanische Geschehen und die zur Realisirung dieses nothwendigen Kräfte und Bedingungen im Auge haben, also unter Ausgehen von gegebenen Objecten und Verhältnissen nicht zu beachten haben, in welcher Weise die Organismen überhaupt und die besonderen Species dieser in ihrer zweckentsprechenden Form und Thätigkeit entstanden sind und sich erhalten. Es ist hier also keine Rücksicht zn nehmen auf biogenetische und teleologische Betrachtungen, welche nur in Verkennung dieses ganz anderen Standpunktes der Beurtheilung sich zuweilen den Anschein geben, als wäre mit ihnen auch die Mechanik der Ausführung erklärt. Vgl. u. a. Wundt, Philosophie 1889, p. 327; Lotze, Mikrokosmos, Bd. I, p. 23.

2) Nach Vollendung dieses Manuscriptes erschien Wiesner's Schrift »Die Elementarstructur« 1892. Da die Behandlung der »Organisation« in dieser den

Je weniger solche undurchsichtige Thätigkeit eingreift, um so mehr ist causale Aufhellung zu erhoffen und thatsächlich erstreckt

---

Eindruck erwecken muss, als ob ich den Protoplasten als homogen aufgebaut ansähe, so halte ich es für geboten zu bemerken, dass ich mich wiederholt in anologem Sinne wie im Texte über den Aufbau des Protoplasmakörpers in Schriften aussprach, welche bei WIESNER mit Stillschweigen übergangen werden (Untersuch. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, 316; Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge 1889, p. 458; Plasmahaut und Vacuolen 1890; und auch schon Physiologie 1881, Bd. I, p. 31). Mit der Betonung des Protoplasten als eines complex aufgebauten Organismus lehne ich mich also, so gut wie WIESNER, an BRÜCKE's Auffassungen an. Weiter wurde (1890) von mir der Nachweis geführt, dass speciell Vacuolen nicht autonom sich fortpflanzende, sondern heterogen entstehende Organe sind. Uebrigens ist es auch nicht wunderbar, wenn sogar aus an sich selbst gar nicht lebendiger Substanz der lebensthätige Organismus sich Glieder oder Organe construiren sollte, die ihm in seinem Gesammtgetriebe ebenso nutzbar sein könnten, wie dem Menschen die von diesem aufgebauten Apparate.

Das Studium des näheren Aufbaues der Organe des Protoplasten, oder der differenzierten Elemente in den Organen, führt schliesslich unter allen Umständen ins Unsichtbare und auf rein hypothetisches Gebiet. Eine Nothwendigkeit aber mit WIESNER allgemein gleichartige lebendige Elemente, die »Plasomen«, als Fundamente jedes Aufbaues anzunehmen, liegt in den bisherigen Erfahrungen nicht. Diese fordern freilich mit der Abstammung aller lebendigen Substanz von ihresgleichen, dass, wie allgemein anerkannt, irgend welche Complexe sich (wie der Organismus und seine autonomen Organe) nur durch Theilung vermehren können. Dabei können diese Lebenselemente (so sei kurz gesagt), mögen sie noch so kleine Einheiten vorstellen, unter sich recht wohl specifisch different sein und falls dies zutrifft, hat WIESNER's Hypothese den Boden verloren. Denn Einheitlichkeit dieser Lebenseinheiten, also auch der Plasomen, besteht überhaupt nur, wenn der molekulare Aufbau chemisch und physikalisch identisch ist. Uebrigens muss es dahin gestellt bleiben, ob speciell die Zellhautsubstanz aus Lebenseinheiten aufgebaut wird oder auch ganz heterogenen Ursprungs sein kann. Jedenfalls stehen aber WIESNER's Hauptargumente für den Aufbau der Zellwand aus veränderten Plasomen (Dermatosomen) auf einem ganz ungerechtfertigten Boden (vgl. Kap. 7).

Rein speculative Betrachtungen über den feineren Aufbau berühren zwar alle unsere Behandlungen der Functionen und der Energetik nicht und ich komme hier auf WIESNER's Hypothese wesentlich nur deshalb zu sprechen, weil im Zusammenhang damit NAEGELI's Ausführungen und Hypothesen über Molekularstructur in ein falsches Licht gesetzt und so behandelt werden, als ob sie geradezu im Gegensatz zu den an BRÜCKE sich anlehnenden Vorstellungen über den complexen Aufbau des Organismus ständen. In Wirklichkeit ist aber doch zunächst in NAEGELI's Hypothese nur ein physikalischer Ausdruck für das Wesen quellungsfähiger und zu Intussusception befähigter Substanz gesucht und mit der Existenz dieser letzeren ist auch die Nöthigung zu solchen abstracten Vorstellungen gegeben. Durchaus in diesem Sinne ist auch die Sache in meiner Physiologie zum Ausdruck gekommen,

sich unsere derzeitige tiefere Einsicht auf die dem feineren Innengetriebe des Protoplasten zunächst entrückten Functionen, wenn ich so sagen darf, auf Functionen höherer Ordnung. Doch ist alle derartige causale Einsicht nur insoweit vollständig, als die Schaffung und die Mitwirkung des an sich unerklärten Complexes als gegeben hingenommen, also nicht nach dem Unbekannten in dem Werden und den Constellationen des physiologischen Apparates gefragt wird. Die Zergliederung und das Verständniss dieser complexen Grössen und Erscheinungen bleibt die weitere Aufgabe der Physiologie, die, wie alle Naturwissenschaft, naturgemäss nur allmählich und stufenweise weiter vorzudringen vermag.

Klarheit über das Wesen der skizzirten Sachlage ist jedenfalls nothwendig für die richtige Würdigung der bisherigen Erfahrungen

---

in welcher gleichzeitig der complexe Aufbau des Organismus und speciell des Protoplasten betont wurde. Auch ist ja selbstverständlich, dass eine solche allgemeine Frage für jedes Ganze und ebenso für jeden einzelnen Theil dieses aufzuwerfen ist, somit auch für die hypothetischen Plasomen. Bleibt man bei letzteren als Einheiten (in Bezug auf Quellung) stehen, so treten diese Plasomen eben in physikalischer Hinsicht an Stelle der Micellen, resp. Micellarcomplexe. Ueberhaupt ist wohl zu beachten, dass der Kern von Naegeli's Theorie in der Forderung gipfelt, dass nicht die Molekeln selbst, sondern aus diesen formirte Complexe höherer Ordnung die in Hinsicht auf die Quellung als Einheiten anzusehenden Massentheilchen vorstellen. Begreiflicherweise hat Naegeli seine Hypothese nicht sogleich in dieses Gewand gekleidet, doch hat er stets einen verschiedenen Aufbau der einzelnen Micellen, sowie eine Zusammenfügung differenter Micellen angenommen und späterhin bekanntlich auch Micellverbände höherer Ordnung in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen. Im Grunde genommen ist es auch für die physikalische Erklärung quellungs- und intussusceptionsfähiger Substanz ohne Belang, wie gebaut und genannt die fraglichen Masseneinheiten sind und welcher Art ihre Abstammungs- und Bildungsgeschichte ist (vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 13).

Indem Naegeli rein physikalisch in Quellungs- und Intussusceptionsfähigkeit das Wesen der »organisirten« Substanz sucht, hat das Wort einen ganz anderen Sinn als bei Brücke, welcher damit allgemein den complexen und in seinen Details zum grössten Theil unbekannten besonderen Aufbau des lebenden Organismus ausgedrückt haben will. Dieser ganz verschiedenen Bedeutung des Ausdruckes »organisirt« bei Naegeli und bei Brücke hat Wiesner in seinen Interpretationen fehlerhafterweise nicht die gebührende Rechnung getragen. Natürlich ist es rein conventionell, welchen Begriff man mit einem Worte verknüpfen will, und wenn ich in meiner Physiologie Naegeli folgte, so bekenne ich gern, dass ich schon seit Jahren es für zweckmässiger erachte, »Organisation« im Sinne Brücke's zu nehmen und mit »Quellung« oder »Imbibition« die fragliche physikalische, für den Organismus unentbehrliche Eigenschaft zu bezeichnen.

und für die Verwerthung dieser zu Rückschlüssen auf das noch unbekannte Getriebe im Organismus. Fordert dieses unbedingt Energiewechsel und Umsatz von Energie zu Leistungen, so müssen doch nicht allein oder massgebend dieselben Mittel und Wege im Spiele sein, welche als bestimmend in aufgeklärten Einzelfunctionen erkannt wurden. Bezüglich letzterer bestehen ja erfahrungsgemäss wesentliche Differenzen und die besonderen Dispositionen in dem Protoplasten bedingen neue Verhältnisse, in welchen z. B. die in einer ganzen Zelle öfters sehr bedeutungsvolle osmotische Druckwirkung nicht mehr in gleichem Sinne einwirken kann. Nach Einzelfunctionen lässt sich also nicht beurtheilen, welche Einrichtungen und Energieformen in bestimmten Vorgängen im Protoplasten zur Gewinnung von Betriebskräften in Anwendung kommen. Analog ist auch aus den Leistungen einer Maschine nicht zu entnehmen, welche Mittel und Wege und welche Summe von Energie zu ihrem Aufbau verwandt wurde.

In weitgehendester Abstraction laufen freilich alle wahrnehmbaren mechanischen Leistungen auf Bewegungen von grösseren Massen oder kleinsten Theilen hinaus, treten uns also in Form actueller Energie (Bewegungsenergie Ostwald's) entgegen, mit der die potentielle Energie (Distanzenergie Ostwald's), diese im weitesten Sinne genommen, in bekannter Weise verknüpft ist. Sofern sich in den Bewegungen Umlagerung in der Molekel vollziehen, ist der Specialfall chemischer Aenderung und Energie gegeben. In der Thätigkeit der Pflanze werden ferner Wärme (einschliesslich Licht) und Elektricität producirt. Da diese Energieformen nicht nothwendig an wägbare Materie gekettet sind oder bleiben, so könnten sie wohl als immaterielle oder strahlende Energie den materiellen oder mechanischen, d. h. den stets an Materie geketteten Energieformen gegenübergestellt werden.

Es genügt hier darauf hinzuweisen, dass allgemein und so auch in dem Organismus die zu einem Geschehen nothwendigen Energiepotentiale (Spannkräfte) sowohl durch Veränderungen im materiellen Substrate als auch durch die Wirkung und Transformation strahlender Energie erzeugt werden können. Und da alles Geschehen Bewegungen voraussetzt, so spielen sich solche in dem lebensthätigen Organismus auch dann noch unablässig ab, wenn dieser in der durch Wachsthumsbewegung erzielten Form und Lage invariabel verharrt,

gleichviel, ob diese Innenbewegungen zum Transport von Stofftheilen, zu chemischen Umlagerungen oder zu irgend anderen Zwecken dienen. Im Allgemeinen lassen sich wohl Massen- und Molekularbewegungen unterscheiden, welche beide hinwiederum in Schwingungen um eine Gleichgewichtslage oder in dauernder Verschiebung von Massentheilen bestehen können, doch hat ein weiteres Eingehen auf diese und ähnliche abstracte Begriffe für uns keine Bedeutung.

Mit jeder Thätigkeit ist naturgemäss Ueberwindung innerer und äusserer Widerstände, also Arbeitsleistung verknüpft. Innere Widerstände fehlen im Organismus niemals und Arbeit ist u. a. erforderlich für Wachsen, Dehnung von Geweben, für Bewegung von Stofftheilen und, in chemischen Umlagerungen, zur Zerreissung des molekularen Verbandes. Ihrem mechanischen Aequivalente nach ist diese aus positiven und negativen Gliedern componirte gesammte Innenarbeit nicht sicher bemessbar, doch erreicht sie zweifellos sehr hohe Werthe. Aber auch die nach aussen gerichtete Arbeit kann sehr ansehnlich werden. So hat z. B. die Wurzel hohe Widerstände zu überwinden, wenn sie sich in einen zähen Boden einbohrt oder Steine auseinander treibt. Diese Aussenarbeit hängt aber natürlich von den Widerständen ab und wird demgemäss mit diesen, also z. B. beim Wachsen in Luft oder Wasser, auf geringe Werthe reducirt, wenn sie auch normalerweise nicht absolut fehlt. Die Eigenschaften der Pflanze, welche es ermöglichen, dass ein je nach den Umständen veränderliches Energiequantum für Aussenarbeit zur Verfügung steht, werden, wenigstens für concrete Fälle, im speciellen Theil behandelt werden.

Innen- und Aussenarbeit lassen sich übrigens nicht in allen Fällen scharf auseinander halten. So ist z. B. für jede einzelne Zelle das umgebende Gewebe Aussenwelt und aus dem gegenseitigen Verband von Zellen und Geweben kommen bekanntlich Beeinflussungen im positiven und negativen Sinne zu Stande. Solche Widerstände sind es, welche die Rinde dem Dickenzuwachs des Holzkörpers, überhaupt die negativ gespannten den positiv gespannten Geweben, die Knospenschuppen den hervorbrechenden Trieben entgegensetzen und die Intensität der Spannungen lehrt, dass solche Leistungen sehr hohe Energiewerthe erreichen können.

Ohne sichere Kenntniss der energetischen Werthe folgt doch aus der nach Zeit und Umständen variablen Thätigkeit, dass die Summe

der auf mechanische Leistungen verwandten Energie veränderlich ist und dass ebenso das Verhältniss von Aussen- und Innenarbeit variirt. Auch geht aus späteren Betrachtungen unmittelbar hervor, dass von der in der Pflanze disponibel werdenden Energie ein je nach den Umständen veränderlicher Theil Verwendung zu mechanischen Leistungen findet. Uebrigens stammt nicht in allen Fällen die Betriebsenergie aus vitalen Processen und evident trifft solches zu, wenn, wie z. B. in der Transpiration, der lebendige Organismus nur das Substrat für das Geschehen bildet. Leicht ist aber einzusehen, dass eine sichere Grenze zwischen vitalen und nicht vitalen Einzelfunctionen praktisch nicht zu ziehen ist und im Allgemeinen empfiehlt es sich, wie es auch bisher geschah, alle im Dienste und im Verbande des lebenden Organismus sich abspielenden Vorgänge als Leistungen der Pflanze zu bezeichnen.

Eine einigermassen annähernde Abschätzung des numerischen Werthes des gesammten Energiewechsels und speciell der mechanischen Leistungen in der Pflanze ist zur Zeit nicht möglich. So lässt sich nur vermuthen, dass in Pflanzen der numerische Werth der inneren Leistungen nicht hinter dem in Thieren zurücksteht, während bei diesen die Aussenarbeit, insbesondere mit Rücksicht auf die freie Ortsbewegung, vielfach, wenn auch nicht durchgehends, relativ höhere Werthe erreichen dürfte.

Die Lebensthätigkeit resultirt bekanntlich aus dem Zusammengreifen verschiedener Umstände und Factoren, welche im Allgemeinen in wechselseitiger Verkettung und Abhängigkeit zur Ausbildung und zweckentsprechender Bethätigung kommen. Unter diesen Factoren ist chemische Umsetzung eine erste und unerlässliche Bedingung, da an jene der Gewinn und das Zusammenfügen des Baumaterials gekettet ist und da ferner die volle Lebensthätigkeit nicht fortdauert, wenn chemische Zertrümmerungen sistirt sind, unter denen auch solche sich finden, in welchen chemische Energie in Wärme transformirt wird. Doch wirken in dem ganzen Getriebe auch Leistungen, z. B. durch osmotische, Oberflächen- und Ausscheidungs-Energie, als nothwendige Functionen mit, deren Eingreifen ebenfalls für die Entfaltung der vollen vitalen Thätigkeit und somit auch für die Fortdauer des

Stoffwechsels unerlässlich ist. In derartigen Leistungen enstammt also die nächste Betriebskraft nicht der Transformation chemischer Energie, doch muss bei der gegenseitigen Verkettung eine weitere Zergliederung der nächsten Factoren in näheren oder ferneren Gliedern unvermeidlich auf chemische Vorgänge führen, ohne die ja zuletzt der Aufbau des Organismus, also die Herstellung des Apparates unmöglich ist, chemische Vorgänge, welche aber deshalb nicht die Betriebsenergie für die besagten Leistungen liefern. Wie schon betont wurde, fordert aber das causale Verständniss in jedem Falle die Reduction auf die nächsten Factoren d. h. die Erklärung aus diesen, und in diesem Sinne entspringt eben nicht alle Betriebskraft im Organismus aus chemischer Energie.

Thatsächlich ist die Transformation chemischer Energie in mechanische Leistungen — welche wir hier zunächst im Auge haben — weniger durchsichtig, als die directe Verwendung anderer Energie zu Arbeitszwecken. Und nicht nur dieserhalb, sondern um auch ganz im Allgemeinen darzuthun, welcher Art die anderweitigen Energiequellen sind, soll zunächst, jedoch nur in principieller Hinsicht, besprochen werden, wie und wodurch Leistungen zu Stande kommen, deren nächste Betriebskraft nicht aus chemischer Energie enstammt. Von letzterer und ihrer Transformation in Arbeit wird dann weiterhin die Rede sein.

Solche Unabhängigkeit von chemischer Energie ist z. B. bei Verwandlung von potentieller in actuelle Energie (resp. bei umgekehrter Verwandlung) gegeben. Eine derartige Transformation findet vielfach bei Ausgleich (resp. bei Erzeugung) von Spannungen statt, wodurch bekanntlich langsamere oder schnellere Bewegungen erzielt werden. Es genügt hier an die Schleuderbewegungen der Früchte von Impatiens, der Staubgefässe von Parietaria, an Sporenschläuche u. s. w.[1]) zu erinnern, sowie auch an verschiedene auf dem genannten Princip beruhende Reizbewegungen. Bedingung für die mechanische Ausführung dieser und analoger Vorgänge ist natürlich nur die Existenz der nöthigen Spannkraft und für den Bewegungserfolg ist es einerlei ob die Spannkraft durch Aufwand chemischer oder anderweitiger Energie gewonnen wurde.

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 279.

Unabhängig von chemischer Energie ist ferner die für die Pflanze wichtige osmotische Energie[1]), welche bekanntlich sowohl Druck und Spannung erzeugt, also auch in Diffusion und Diosmose zum Transport von Massentheilen führt. Ferner reihen sich an alle diejenigen Vorgänge, welche aus Wirkungen an der Contactfläche zwischen einem festen und flüssigen oder zwischen zwei oder mehreren flüssigen Körpern entspringen und die man insgesammt als Leistungen durch »Oberflächenenergie« ansprechen kann. Hierher gehören also Imbibition[2]), Quellung, Capillarität, Adsorption, Oberflächenspannung[3]). Demgemäss zählt u. a. hierher die Transpiration, weche durch Störung des Gleichgewichts wiederum zu Wasserbewegungen, also zu einer Leistung im Dienste der Pflanze führt.

Beachtenswerth ist ferner die Ausscheidung eines Stoffes, welche — es sei an Krystallisiren erinnert — ohne chemischen Umsatz, aber bekanntlich auch durch chemische Reaction erzielbar ist. In solchen und ähnlichen Vorgängen soll allgemein von »Ausscheidungsenergie« oder »Krystallisationsenergie« gesprochen werden. Durch solche Energie können, wie auch durch Aenderungen des Aggregatzustandes, in der That hohe Widerstände überwunden werden und im Organismus dürften derartige Vorgänge in mannigfacher Weise im Wachsthum und in anderen Vorgängen eine hervorragende Rolle spielen. Mit Rücksicht auf die chemische Energie kommen wir auf diese Verhältnisse nochmals zurück und sei es hier nur noch hervorgehoben, dass überhaupt jede Leistung, und so speciell auch eine durch Molekularkräfte erzielte Leistung, nicht durch chemische Energie betrieben wird, sobald sie ohne chemischen Umsatz sich abspielt.

Wie allgemein, so ist auch im Organismus die Herstellung (resp. die Auslösung) einer Potentialdifferenz Bedingung für eine Veränderung in einem Systeme. Demgemäss ist eine »Energiedifferenz« oder

1) Für unsere Zwecke ist es ohne Bedeutung, ob man die Osmose als einen statischen oder als einen kinetischen Vorgang anspricht. Die Analogisirung mit der kinetischen Energie der Gase macht aber alle osmotischen Vorgänge besonders anschaulich. Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 318.

2) Über den Zusammenhang zwischen Imbibition und Quellung sowie über das Wesen der Quellung vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 14 u. SCHWENDENER, Sitzungsber. d. Berliner Akadem. 1886, Bd. 34, p. 30.

3) Vgl. z. B. PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut etc. 1890, p. 273.

besser ausgedrückt ein »Energiepotential« (oder Potentialdifferenz) als Bedingung und Ursache eines Geschehens nothwendig. So liegt in der ungleichen Vertheilung von Stoffen das Energiepotential für Diffusion, Diosmose und osmotischen Druck, und mangelndes Gleichgewicht ist ebenso Erforderniss für Erzielung von Leistungen durch Oberflächenenergie (Quellung, Capillarität etc.) Natürlich ist auch für Herbeiführung chemischer Umlagerungen ein entsprechendes Energiepotential nothwendig.

Es ist hier nicht geboten, weiter auf diese und anschliessende physikalische Grundlagen einzugehen, aus denen, in Berücksichtigung des Gesetzes der Erhaltung der Energie, nothwendigerweise folgt, dass mit jedem Geschehen in der leblosen und lebendigen Natur ein correlativer Vorgang verknüpft ist, dass u. a. auch alle unsere Wahrnehmungen nur durch Potentialdifferenzen ermöglicht werden. Des Weiteren muss auf physikalische Werke und insbesondere auch auf die Bestrebungen neuerer Zeit verwiesen werden, die Energetik ihrem Wesen und Inhalt nach weiter auszubauen[1]).

Es genügt auch daran zu erinnern, dass potentielle und actuelle Energie vollständig ineinander und in Arbeit übergeführt werden können, während Wärme nur theilweise in mechanische Arbeit transformirbar ist[2]) und letzterer analog verhält sich anscheinend die ihrem Wesen nach unbekannteste Energieform, die chemische Energie. Bekannt ist ferner, dass alle Energieformen verhältnissmässig leicht in Wärme transformirbar sind, eine Verwandlung, welche bekanntlich den Ausgangspunkt und die Grundlage für die mechanische Wärmetheorie abgab.

Für den mechanischen Werth irgend eines Energiepotentials ist nur die in diesem repräsentirte Energie, nicht aber die Art und Weise der Herstellung des Potentials massgebend. Und so gut wie die

---

1) Vgl. z. B. Helm, Die Lehre von der Energie 1887 und die anschliessende Schrift von Wronsky, Das Intensitätsgesetz u. d. Lehre von der Energie 1887; Meyerhoffer, Zeitschrift f. physikal. Chem. 1891, Bd, 7, p. 544; Ostwald, Berichte d. k. sächs. Gesellschaft d. Wissenschaft. 1891, p. 271, auch Grundriss d. allgem. Chem. 1890, II. Aufl., p. 208. In diesen Schriften ist auch die Zerlegung der Energie in einen Intensitäts- und Quantitätsfactor behandelt.

2) Näheres hierüber vgl. Meyerhoffer l. c., p. 563.

Hebung eines Gewichtes oder die Spannung einer Feder kann auch ein osmotisches u. s. w. Energiepotential durch verschiedene Mittel und Energietransformationen gewonnen werden. Eine Senkung des osmotischen Druckes ist z. B. ebensowohl durch geeignete Metamorphose, als auch durch Exosmose eines Stoffes und ferner durch plasmolytische Wirkung oder durch Transpiration herbeiführbar. Das gleiche energetische Ziel kann also sowohl mit als ohne chemischen Umsatz erreicht werden. Bei Plasmolyse ist die Ursache in dem Hinzutreten eines Stoffes, bei Welken in der Transpiration gegeben, welche letztere, bei isothermem Zustand, von dem ungesättigten Zustand der Luft, also indirect von kosmischen Verhältnissen abhängt. Mit dem wiederholten Wechsel der Bedingungen wird ein solcher Vorgang periodisch, der, wenn nur die Intensität der Turgorkraft genügend sich ändert, Leistungen von hohem mechanischen Werth zu vollbringen vermag. Spielt sich z. B. der Vorgang in einer Zelle ab, welche vermöge sehr dehnbarer Wand grosse Dimensionsexcursionen gestattet, so ist damit natürlich erhebliche Arbeit zu leisten, die, was den Druckwerth pro Flächeneinheit anbelangt, der Betriebskraft einer Dampfmaschine gleich kommen kann (vgl. Kap. 6).

Analog lassen sich in Bezug auf Oberflächen- und Ausscheidungsenergie Potentialdifferenzen auf verschiedene Weise erzeugen und selbstverständlich wird auch durch mechanische Compression oder Dehnung von Geweben ein Energiepotential gewonnen[1]).

Für bestimmte physiologisch wichtige Vorgänge wird also die Betriebskraft nicht durch chemische Energie geliefert. Dieses ist unbedingt der Fall, wenn die Action sich ohne chemischen Umsatz abspielt, und sobald die Bedingung einer mechanischen Arbeit mit der Existenz eines Stoffes an geeigneter Stelle realisirt ist, hat es für die Leistungsfähigkeit des Energiepotentials keine Bedeutung, durch welche Mittel, ob also mit oder ohne chemische Energie, dieser Körper an die Stätte seines Wirkens kam. Durch chemische Metamorphosen werden allerdings vielfach leistungsfähige Energiepotentiale geschaffen, so u. a. indem Stoffwechselproducte zu Leistungen durch Osmose oder Ausscheidungskraft oder indem z. B. Qualitätsverände-

1) Es ist nicht nöthig hier speciell der analogen Wirkung einer Temperaturveränderung zu gedenken.

rungen der Zellhaut zu Quellungsleistungen führen. In diesen und anderen Fällen gelangt man beim Rückverfolg des Kreises bewirkender Ursachen, wie früher betont, einmal auf einen chemischen Process, doch ist dieser nur Mittel zum Zweck, und nicht einem directen Umsatz chemischer in mechanische Energie entstammt die durch ein solches Energiepotential geleistete Arbeit.

Zur Erzielung derartiger Energiepotentiale und der mechanischen Leistungen durch diese bedarf es deshalb nicht des Verlustes chemischer Energie in dem stoffbildenden Processe, denn die Leistungen erreichen denselben Werth, ob der chemische Vorgang mit negativer Wärmetönung, also unter Zunahme der chemischen Energie, oder mit positiver Wärmetönung verlief. Demgemäss ist es z. B. für die osmotische Energie einerlei, ob die Glycose unter sehr geringer Wärmetönung aus Stärke oder unter hoher Wärmetönung (etwa im Athmungsprocess aus Oel) entstand, oder ob sie im Chlorophyllapparat durch Arbeitsleistung der Sonnenstrahlen geschaffen wird. Ebenso hat für Osmose, Oberflächenenergie, Ausscheidungskraft der Inhalt chemischer Energie in dem materiellen Träger des Energiepotentials keine Bedeutung, denn ein solches Potential kann ebensowohl durch einen Körper mit hohem Verbrennungswerth, wie durch einen total oxydirten Körper vermittelt werden.

Wird in Leistungen durch Energiepotentiale der genannten Art Wärme in Arbeit transformirt, so bedarf es dieserhalb nicht einer Wärmeproduction im Organismus durch chemische oder andere Processe. Findet aber thatsächlich die in chemischen Vorgängen entstandene Wärme Verwendung, so kommt doch nicht die chemische Energie sondern nur die Energieform der Wärme in Betracht, deren Ursprung und Zufuhr ohne Belang ist. Sehr wohl kann deshalb alle Wärme von aussen bezogen werden (p. 170) und wohl zu beachten ist, dass die fraglichen Arbeitsleistungen durch die bezüglichen Energiepotentiale, nicht aber durch eine Temperaturerhöhung betrieben werden. In dieser Hinsicht besteht naturgemäss ein Unterschied gegenüber den Leistungen durch gespannten Dampf, da Erzeugung und Erhaltung dieses Energiepotentials Erzielung und Erhaltung erhöhter Temperatur des Wassers und des Dampfes fordert.

Ist also für ein osmotisches etc. Energiepotential, resp. der

Leistungen durch dieses, ein äquivalentes Verhältniss zwischen Arbeitswerth und der zur Erzeugung des Potentials aufzuwendenden Energie unnöthig, so muss doch natürlich der chemische Process gesteigert werden, um z. B. durch Mehrproduction eines bestimmten Körpers ein Energiepotential besagter Art zu erhöhen. Diese selbstverständliche Beziehung berührt indess die besprochene Sachlage nicht und gilt in gleicher Weise für producirende Processe mit positiver oder negativer Wärmetönung.

Die Incongruenz zwischen veranlassender Ursache und mechanischem Arbeitswerthe theilt die besprochene Erschaffung von Energiepotentialen mit Auslösungsvorgängen, in welchen ebenfalls sehr wohl mit dem auslösenden Agens (welches auch ein chemisch erzeugter Stoff sein kann) die ausgelöste Action zu steigen vermag[1]. Da man aber bei Auslösungen (Reizvorgängen) zunächst ein einfaches Activwerden präformirter Spannkräfte im Auge hat, so dürfte man wohl besser dieser Kategorie nicht diejenigen Vorgänge beizählen, welche zunächst auf die Neuschaffung resp. Steigerung von Energiepotentialen hinauslaufen. In Hinsicht auf diese letzteren mag vorläufig von vorbereitenden oder formalen Bedingungen geredet werden, obgleich hiermit keine scharfe Begriffsbestimmung gewonnen wird. Denn formale Bedingungen sind auch der Apparat, in welchem die Energiepotentiale den Raum für ihre Wirksamkeit finden, sowie das richtige Ausmaass der zur Thätigkeit nöthigen Temperatur. Eine scharfe Begrenzung ist indess in diesen und ähnlichen Verhältnissen wegen des Zusammengreifens und der Wechselwirkungen, sowie der oft unzureichenden Einsicht in das Getriebe unmöglich und zudem hängt die Beurtheilung von der Art und Weise der Betrachtung ab. So führt z. B. in einer Zelle die Umwandlung von Stärke in ein gelöstes Krystalloid zur Erschaffung, resp. Verstärkung eines osmotischen Energiepotentials; wenn aber letzteres sogleich oder fernerhin eine Bewegung vermitteln hilft, wird man mit Bezug auf diese von einer Reizbewegung und den sie vermittelnden osmotischen Ursachen reden. Ferner kann sehr wohl die Einfügung eines Körpers als weiteres Bauelement, also die aufbauende Thätigkeit, zugleich in directer oder indirecter Weise mit dem Gewinn eines Energiepotentials verknüpft sein und auch causale

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 4.

Erwägungen über die formale Bedeutung der Temperatur führen auf unbestimmte Begriffsbestimmungen. Es liegt dieses in der ganzen Sachlage, somit auch in dem nach der Betrachtungsweise veränderten Standpunkt und es scheint mir dieserhalb nicht geboten, besondere Definitionen und Begriffsbestimmungen einzuführen.

In energetisch-physiologischer Hinsicht ist es aber von höchster Bedeutung, die dargelegten Allgemeinbeziehungen klar vor Augen zu haben und zur Versinnlichung kann die Rücksichtnahme auf technische Apparate von Nutzen sein. Für jede Maschinerie ist es sofort klar, dass die für Gewinnung, Herbeischaffung, Verarbeitung und Zusammenfügen, überhaupt für den Aufbau aufgewandte Energie in keinem bestimmten Verhältniss zu der Leistungsgrösse steht, welche im Betriebe durch die Maschine erreichbar ist. Weiter kann die Energie für die Construction und für den Betrieb ebensowohl aus gleicher wie aus verschiedener Quelle stammen; in beiden Fällen ist sowohl Dampfkraft wie Wasserkraft als Energiequelle denkbar. Wird Wasserkraft ausgenutzt, so bedarf es eventuell (abgesehen von menschlicher Muskelleistung) nur bei der Erzeugung des zum Aufbau dienenden Eisens aus seinen Erzen der chemischen Energie, während bei Dampfbetrieb die Arbeitsleistung sowohl bei der Construction, als auch beim Betriebe der Maschine der in Wärme transformirten chemischen Energie entstammt.

In der Technik wird zumeist erstrebt, dass der Aufwand für die Construction hinter dem Werthe des Arbeitsgewinnes (oder Nutzens) durch den Betrieb der Maschine zurückbleibt. Im Organismus aber hat ein umgekehrtes Verhältniss nichts Ueberraschendes, da an sich der Aufbau Selbst- und Hauptzweck ist, ein Aufbau mit Hülfe des Wachsens, in welchem die Betriebsenergie in mannigfachen Constellationen aus chemischer Energie und anderen Energieformen gewonnen wird. Dabei muss aber natürlich nicht alle disponibel gewordene Energie zu mechanischer Arbeit dienen, vielmehr wird ein grösserer oder kleinerer Theil in Form von Wärme oder Elektricität auftreten und in dieser Form theilweise nach aussen verloren gehen.

Die Rücksichtnahme auf technische Apparate versinnlicht auch sogleich, dass zwar ein Energiepotential nothwendig ist, Form und Aequivalent der mechanischen Leistung aber von dem Apparate d. h. von den in den Dispositionen gegebenen Angriffspunkten abhängen.

In Abhängigkeit von den Dispositionen kann ebenso in dem Apparate ein sehr verschiedener Antheil der disponibel werdenden Energie in mechanische Arbeit umgesetzt werden. In dieser Hinsicht mag hier noch an einen einfachen Fall, an ein hoch comprimirtes Gas erinnert werden, das durch die Expansion, je nach der Belastung des zu bewegenden Stempels, zwar nur einen endlichen, aber doch nach Umständen sehr verschiedenen mechanischen Arbeitswerth zu vollbringen vermag. Analog liegen aber die Verhältnisse bei osmotischen Vorgängen, da z. B. ein local angehäufter löslicher Stoff im Dienste der Pflanze ganz verschiedene Leistungswerthe erlangt, je nachdem er frei diffundirt oder, in undurchlässiger Haut abgeschlossen, Turgorspannung erzielt.

Zum Zustandekommen mechanischer Spannung der Zellhaut durch osmotische Leistungen bedarf es inhomogener Vertheilung und jene Spannung unterbleibt demgemäss, wenn zugleich ausserhalb der Zelle Stoffe von isosmotischer Leistung auftauchen. Anderseits kann dann locale Entfernung der plasmolysirenden Körper die Veranlassung zur Steigerung der Turgorspannung werden. Ferner vermag irgend eine Verarbeitung von Stoffen bekanntlich die Fortdauer diosmotischer Zuführung und damit die Anhäufung von Material in Zellen herbeizuführen. Mag nun diese Ansammlung im Boden oder hoch über dem Boden, in der Krone eines Baumes, geschehen, so ist dieserhalb doch kein vermehrter Aufwand chemischer Energie nöthig, denn die bewegenden und hebenden Kräfte sind osmotischer Natur (Diffusion und Diosmose) und nöthigenfalls irgendwie erzeugte mechanische Mischung[1]). Diese Kräfte besorgen also die Hebung der sich allmählich ansammelnden Masse auf höheres Niveau und jede gehobene Masse, jedes Blatt, jede Frucht, repräsentirt natürlich eine mit der Hubhöhe steigende Ansammlung potentieller Energie, die als Druck auf den tragenden Pflanzentheilen lastet und beim Herabfallen in lebendige Kraft transformirt wird.

Jeder Leistung durch Oberflächenenergie, osmotische Energie u. s. w. entspricht ein äquivalenter Energieverlust im Systeme, also (bei Mangel compensirender Processe) eine Abkühlung. Die Wiederherstellung der Isothermie führt aber zu einem Uebergang von Wärme aus der nun höher

1) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, 1890, p. 290 und diese Abhandlung Kap. 10.

temperirten Umgebung, und mit solchen endothermischen[1]) Vorgängen ist im Allgemeinen eine Verwandlung von Wärme in Arbeit verknüpft. Eine solche Verwandlung bei Leistungen durch ein kinetisches Energiepotential bietet ungetrübt die Ausdehnung comprimirter vollkommener Gase, und gestützt auf die hiermit geleistete Arbeit und die dabei verbrauchte Wärmemenge vermochte bekanntlich R. Mayer zuerst das mechanische Aequivalent der Wärme numerisch festzustellen. Es ist für alle derartigen Fälle charakteristisch und wohl zu beachten, dass die Arbeitsleistung durchaus an ein vorhandenes Energiepotential gekettet ist und erst als Folge der Arbeit der Uebergang von Wärme gemäss den Principien der mechanischen Wärmetheorie eingeleitet wird, im Systeme aber kein anderer Vorgang nöthig ist, welcher Wärme oder andere disponible Energie producirt.

Im Princip ist es folglich ganz gleich, ob die in besagter Weise in Arbeit umgesetzte Wärme von aussen zuströmt oder im Systeme selbst erzeugt wird und dieses ist auch in Hinsicht auf Organismen streng festzuhalten. Denn erhält sich z. B. durch die Athmungsthätigkeit die Temperatur des Pflanzenkörpers dauernd höher als die der Umgebung, so hat doch die physiologisch erzeugte Wärme in unserem Falle keine andere Bedeutung als die Aussenwärme, und nicht durch die Athmung, sondern die davon an sich direct unabhängigen Energiepotentiale osmotischer Energie, Oberflächenenergie u.s.w. werden die bezüglichen Leistungen vollbracht. Thatsächlich genügt bei lebhafterer Transpiration, wie die Temperaturdepression des Pflanzenkörpers darthut, die Athmungswärme nicht mehr zur Deckung der Leistungen besagter Kategorie und Wärme von aussen tritt nun wieder mit ins Spiel. Der Antheil dieser an dem Gesammtverbrauch von Wärme aber steigt, wenn, wie es ja Thatsache ist, mit Entziehung des Sauerstoffs, bei nur minimaler physiologischer Wärmeproduction, Transpiration und osmotische Leistungen u. s. w. fortdauern.

Leistungen durch Transpiration, Osmose, Oberflächenergie sind an sich von der Athmung principiell in gleichem Sinne unabhängig, wie die Kohlensäureassimilation, welche in Hinsicht auf die vorausge-

---

1) Es mag allgemein bei solchen Verhältnissen von einem endothermischen, resp. exothermischen Verlauf geredet werden, wenn auch diese Bezeichnungen in der Thermochemie in einem engeren, jedoch nicht scharf begrenzten Sinne gebraucht werden.

gangene Herstellung des Apparates und der Bedingungen für diese physiologische Leistung ebenfalls mit der Athmung und anderen Stoffwechselprocessen in Verkettung steht. Wie aber, solange man nur die Resultante im Gasaustausch beachtete, eine klare Einsicht in das Verhältniss der Athmung und der Kohlensäurezersetzung zum Schaden der Wissenschaft nicht möglich war, ebenso ist an richtige Erkenntniss und Würdigung der Energiequellen für den Betrieb in der Pflanze nur zu denken, wenn man nicht mehr die aus einer Summe von positiven und negativen Gliedern resultirende gesammte Wärmetönung und ihren Vergleich mit der Athmung zum Maassstab nimmt, sondern eine Aufhellung der einzelnen Leistungen in causaler Hinsicht, also auch mit Rücksicht auf die nächsten Energiequellen anstrebt.

Nach dem Gesagten ist es selbstverständlich, dass diese im hohen Grade wichtigen Gesichtspunkte und Zergliederungen für warm- und kaltblütige Organismen in gleicher Weise gelten. Bei jenen ist natürlich ein Verlust von Energie in Form von Wärme unvermeidlich, bei den kaltblütigen Organismen aber ist ein subisothermer Zustand, also damit eine Zufuhr von Aussenwärme und ein Umsatz dieser in Arbeit zulässig. Es kann unter diesen Umständen demgemäss, wie vorhin dargethan, Wärme ohne Vermittelung chemischer Energie in Leistungen umgesetzt werden, während umgekehrt bei der Kohlensäureassimilation strahlende Energie in freilich principiell anderer Weise in chemische Energie verwandelt wird.

Eine Temperaturdifferenz gegen die Aussenwelt ist für die Pflanzen keine nothwendige Bedingung und auf Grund physiologischer Erfahrungen würde sich die Entwicklung, je nach der Transpirationsthätigkeit, sowohl isotherm, als hyperisotherm oder subisotherm abspielen können. Auch würde ein voller Wegfall der Wärme erzeugenden Processe, mit specieller Rücksicht auf die Temperatur, keine Bedeutung für das Gedeihen haben, da in frei in das Aussenmedium ragenden Pflanzengliedern die Wärmeproduction doch nur minimale Temperaturerhöhung bedingt und es schliesslich nicht wesentlich ist, wenn die transpirirende Pflanze nur 0,1 oder 0,2° C. tiefer temperirt bleibt, als es ohne Transpiration der Fall sein würde. Nachdrücklich bemerke ich aber, dass hier nur von der definitiv erreichten Energieform der Wärme die Rede ist, welche mit der von aussen zugeführten Wärme identische Bedeutung hat, keineswegs aber gesagt sein soll,

dass in chemischen Processen die lebendige Kraft der Molekeln und in dieser, wenn ich so sagen darf, die Wärme im status nascens ohne Bedeutung für Actionen ist.

Die obigen Discussionen werden, wie ohne weiteres klar ist, nicht von der bekannten Thatsache berührt, dass ein gewisses Ausmaass der Temperatur Bedingung für die Thätigkeit des Organismus ist und letztere in gewissen Grenzen mit dem Temperaturgrade steigt und fällt. Doch ist der Temperaturwechsel als solcher keine allgemeine Nothwendigkeit, und Fälle, in welchen derselbe als Reiz wirksam wird, haben wir hier, wo das reale Geschehen allein in Betracht kommt, ebensowenig zu beachten, wie etwa Reizwirkungen durch einseitigen Angriff strahlender Energie (Thermotropismus, Heliotropismus) oder durch irgend andere Einflüsse[1]).

Da, wie gezeigt wurde, die in dem Stoffumsatz verwandte, oder disponibel werdende chemische Energie in keinem bestimmten Verhältniss zu den durch Osmose, Oberflächenenergie u. s. w. erreichbaren Leistungen steht, so hat es auf diese auch keinen Einfluss, ob der Bildungsprocess der Körper endotherm oder exotherm verlief. (Eine Erhöhung der Körpertemperatur der Pflanze durch physiologische Processe kommt ja nicht wesentlich in Betracht.) In gleicher Weise ist es auch belanglos, ob in den mit dem Umsatz der mechanischen Energiepotentiale in Bewegungsenergie verknüpften Veränderungen anderweit eine Wärmetönung resultirt. So tritt thatsächlich bei Imbibition und Quellung Erwärmung ein[2]) und bei Verdünnung von Lösungen, also auch bei Verdünnung durch osmotische Vorgänge,

---

1) Jede auslösende Action (Reiz) bedarf natürlich eines gewissen Energieaufwandes. Doch liegt es im Wesen der Auslösung, dass nicht durch diese, sondern durch ausgelöste Energiepotentiale die Betriebskraft für das reale Geschehen geliefert wird. Auf dieses allein hat also, wie ein für allemal betont sein mag, eine energetische Betrachtung zunächst Rücksicht zu nehmen. Auch bedarf es keiner Erörterungen, dass das mechanische Aequivalent des auslösenden Vorganges gegenüber der ausgelösten Action sehr ansehnlich, aber auch sehr gering sein kann. Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 4.

2) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 25. — Das Wesen der Quellung, sowie die Factoren, welche positive und negative Arbeitsleistung, resp. positive und negative Wärmetönung bedingen, braucht hier nicht discutirt zu werden. Bekannt ist auch, dass die zuerst hinzukommenden Wassertheile im Allgemeinen mit höherer Energie festgehalten werden und eine höhere Wärmetönung zu erzielen pflegen.

wird sowohl positive wie negative Wärmetönung beobachtet, welche hierbei aus der Wechselwirkung der Salz- und Wassertheile resultirt, eine Wechselwirkung, welche im Allgemeinen nur dann gänzlich fehlt, wenn ein dem idealen Gaszustand anologes Verhältniss obwaltet[1]).

Da die Athmung nur ein specieller Stoffwechselprocess ist, so gelten auch für diese alle allgemeinen Schlussfolgerungen. Die Athmung ist also, wie gegenüber irrigen Anschauungen hier nochmals betont sein mag, durchaus nicht die Quelle aller Betriebskraft, und wenn thatsächlich auch die im Athmungsprocess disponibel werdende Energie das Maass aller mechanischen Leistungen übertreffen kann, so bedarf es dennoch der aus dieser Quelle stammenden Energie direct nicht für den Betrieb von Leistungen durch Osmose, Oberflächenenergie u. s. w.

An dieser Stelle mag noch kurz auf einige Verhältnisse hingewiesen werden, die sich als Consequenz der entwickelten Principien ergeben und die zur Illustration dieser beitragen mögen. Osmotische Leistungen, auf welche wir uns hier beschränken wollen, kommen auch ohne chemische Metamorphosen im wirkenden Systeme, also auch durch nicht weiter oxydationsfähige Stoffe zu Stande. Erforderniss ist aber Löslichkeit und, für Druckentwicklung, gewisse Anhäufung des Körpers, so dass ohne Realisirung dieser Bedingungen kein chemischer Process zu solchen Leistungen führt, mag in demselben ein noch so grosses Quantum chemischer Energie disponibel werden. Wird also Stärke oder Oel direct, oder ohne Anhäufung des Zwischenproductes Glycose, zu Wasser und entweichender Kohlensäure verbrannt, so unterbleibt eine osmotische Wirkung, welche aber auftritt, sobald vor voller Durchführung der Verbrennung Glycose (oder ein anderer löslicher Stoff) sich für gewisse Zeit als intermediäres Glied ansammelt. Die aus dem chemischen Process freiwerdende Energie

---

1) Ueber Volumänderung und Wärmetönung u. dgl. beim Verdünnen von Lösungen vgl. OSTWALD, Lehrbuch d. allgem. Chemie I. Bd. (II. Aufl. 1891), p. 782, 1069; II. Bd. (I. Aufl. 1887) p. 29 u. ff. Demgemäss kann auch bei Diffusion von Salzen eine Wärmetönung eintreten, welche bei Interdiffusion idealer Gase unterbleibt (vgl. OSTWALD l. c., Bd. I, p. 825). Derartige Bindungen und Dissociationen etc., welche wiederum mit dem Lösungsmedium variiren, müssen natürlich auch Einfluss auf die Höhe des osmotischen Druckes haben.

wird allerdings allein durch die Anfangs- und Endproducte bestimmt[1]), aber da durch osmotische Vorgänge freie Wärme, unabhängig von chemischer Energie, in Arbeit umsetzbar ist, so wird die vermittelst solcher oder analoger Hilfsmittel in der Pflanze verwendbare Energie nicht durch die freiwerdende chemische Energie bemessen.

Durch die thermochemischen Methoden werden überhaupt die von chemischem Umsatz unabhängigen Energiefactoren nicht bestimmt und schon diese allgemeine Erwägung lehrt, dass die Leistungsfähigkeit eines Stoffes in der Pflanze nicht einseitig nach rein chemischen Energiewerthen beurtheilt werden darf. Ebenso fehlerhaft wäre es, nur vom energetischen Standpunkte den Werth und die Bedeutung eines Körpers für den Organismus abschätzen zu wollen, da in den physiologischen Functionen auch Qualitäten eine Rolle spielen, welche in der Energetik voraussichtlich nie einen Ausdruck finden werden. Dass speciell auch die Athmung nicht schlechthin nach der Quantität der in ihr freiwerdenden Energie beurtheilt werden darf, wird noch weiter aus späteren Betrachtungen hervorgehen.

Die chemische Energie wurde bis dahin wesentlich als Mittel betrachtet, um bestimmte Stoffe und allgemeine Bedingungen für mechanische Leistungsfähigkeit zu schaffen und in der Technik werden u. a. die Leistungen durch gespannten Dampf nur durch Transformation der chemischen Energie in Wärme ermöglicht. In der That ist die directe Verwandlung chemischer Energie in mechanische Arbeit so wenig bekannt, dass sogar die Vermuthung ausgesprochen wurde, solche Transformation werde nur durch zuvorigen Uebergang in eine andere Energieform (in Wärme oder Elektricität) erreicht[2]).

---

1) Es ist deshalb hierfür ohne Bedeutung, wie im Näheren diese physiologische Oxydation vermittelt wird, und ob etwa dabei der Sauerstoff zuvor irgendwie eine Verbindung eingeht.

2) Ostwald, Lehrbuch d. allgem. Chemie 1887, I. Aufl., Bd. II, p. 7, 378, 509. — Die chemische Energie ist die an sich unbekannteste Energieform, scheint sich aber hinsichtlich der Umwandlung in Arbeit analog wie Wärme zu verhalten. Vgl. diese Arbeit p. 164. — Ueber den freien Teil chemischer Energie vgl. Helmholtz, Mathem.-naturw. Mittheilung. d. Berl. Akad. 1882, I. Vgl. auch Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chem. 1887, I. Aufl., Bd. II, p. 603.

Doch kann man eine directe Verwandlung chemischer in mechanische Energie dann annehmen, wenn durch eine chemische Reaction eine Volumänderung oder eine Ausscheidung eines Körpers herbeigeführt und damit Arbeit nach aussen geleistet wird. Nimmt in solcher Weise das Volumen einer Flüssigkeit zu, so kommt damit, analog wie bei Wärmeausdehnung, ein Druck gegen die undurchlässige Widerlage zu Stande. Da aber bei permeabler Wand eine Ausgleichung des Druckes durch Wasserausgabe eintritt, so kommen mechanische Leistungen auf solche Weise in der Pflanze nicht wesentlich in Betracht und wir wollen hier nur auf die Ausscheidung fester Körper Rücksicht nehmen[1]).

Vollzieht sich solche Ausscheidung in einer imbibirten Masse, so ist die Möglichkeit geboten, durch anhaltende Zufuhr der aufeinander reagirenden Körper die Fortdauer des Processes und damit die Incorporation neuer distincter Massentheile oder das Wachsthum bestehender Partikel zu erzielen. In beiden Fällen aber wird durch die »Ausscheidungskraft« (Krystallisationskraft) drückend gegen die Umgebung gewirkt, resp. unter Ueberwindung dieses Widerstandes äussere Arbeit geleistet. Sind die so erreichbaren Energiewerthe nicht sicher bemessen, so ist doch bekannt, dass sie zweifellos ungemein hoch ausfallen können. Es ergiebt sich das aus der geringen Hemmung chemischer Reactionen durch selbst sehr ansehnliche Druckwirkungen, die offenbar ganz enorme Höhe erreichen müssten, um z. B. einer angestrebten Volumzunahme das Gleichgewicht zu halten. Auch kann hier an analoge hohe Aussenwirkungen durch auskrystallisirende Körper und durch gefrierendes Wasser erinnert werden[2]).

---

1) Eine mechanische Leistung könnte auch durch eine Volum- oder Formänderung consistenterer Massen erzielt werden. Chemische Energie liefert natürlicherweise die Arbeitskraft dann nicht, wenn die chemische Aenderung nur Mittel zum Zweck war, und z. B. vermehrte Quellungsfähigkeit die Leistung vollbringt.

2) Eisbildung vermag bekanntlich Steine auseinander zu treiben und auskrystallisirende Körper können z. B. Thonzellen zersprengen. Ueber die Höhe solcher Energie giebt Aufschluss die Erfahrung, dass bei einem Druck von 100 Atmosphären der Gefrierpunkt des Wassers nur um 0,073° C. erniedrigt wird, und in Chlornatriumlösung der Salzgehalt (durch Auflösen einer weiteren Salzmenge) nur um 0,0419 Proc. zunimmt. Die mechanischen Leistungen durch Ausscheidungen in Folge chemischer Umsetzungen sind nicht näher gemessen, sind

In der Pflanze spielen Vorgänge der angedeuteten Art offenbar in vielfacher Weise eine Rolle, und wir werden noch Veranlassung haben, mit Rücksicht auf das Intussusceptionswachsthum der Zellhaut, auf bestimmte Leistungen durch Ausscheidungskraft zurückzukommen. Sehr übersichtlich tritt uns eine solche Leistung entgegen, wenn in der Zellhaut Kryställchen von Calciumoxalat auftreten und wachsen, damit also die Theile der Haut in entsprechender Weise auseinander gedrängt werden. Principiell wird aber in gleicher Weise Arbeit geleistet, wenn nicht distinct sichtbare Partikel von fremdartiger Substanz oder von Zellhautsubstanz incorporirt werden (vgl. Kap. 7).

Während die ansehnliche Cohäsion der Zellhaut hohen Widerstand bietet, bedarf es nur geringer Aussenarbeit im weichen Protoplasten, in welchem auch, wie bei Enstehung von Stärkekörnern, Vacuolen u. s. w., distinct sichtbare Körper sich Raum zu schaffen haben. Natürlich ist mit der Gesammtcohäsion nicht der Widerstand bemessen, welchen der Zusammenhalt in kleinen Partikeln (Molekeln oder Molekularcomplexen) dem Auseinanderdrängen (Zerreissen) des Verbandes entgegenstellt[1], ein Widerstand, welcher in der Molekel schliesslich von den chemischen Affinitäten selbst abhängt, und eine Leistung durch chemische Energie ist es bekanntlich, wenn in der Wechselwirkung von Körpern der bisherige Verband zerrissen und in den Reactionsproducten ein neuer Gleichgewichtszustand hergestellt wird. So führt der Verfolg unserer Betrachtungen unvermeidlich auf chemische Energie und die durch diese vermittelten Vorgänge, welche offenbar im Protoplasten in nicht übersehbarer, aber sicher sehr mannigfacher Weise die erste und vornehmste Triebfeder im Wachsen, Gestalten und überhaupt im ganzen Getriebe in directer oder indirecter Weise vorstellen. Ein specieller Fall ist es auch nur, wenn durch die auf chemischem Wege entstehenden Producte gegen einen äusseren Widerstand Arbeit geleistet wird oder wenn z. B. ein irgendwie

aber jedenfalls nicht geringer. Dabei ist allgemein zu beachten, dass ein Vorgang durch Druck begünstigt wird, wenn mit der Compression das Volumen abnimmt, während im umgekehrten Falle eine Compression retardirend wirkt. Vgl. Ostwald, Allgem. Chemie II. Aufl. 1891, Bd. I, p. 1013, 1045; Bd. II, I. Aufl., p. 643; Lehmann, Molekularphysik Bd. I, p. 349.

1) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 254.

hinzutretender oder producirter Körper in Folge wechselseitiger Affinitäten mit oder ohne tiefgreifende Umlagerungen in dem bestehenden Complex an bestimmter Stelle eingelagert oder angegliedert wird. In diesen und anderen Umständen sind offenbar in verschiedenster Weise Mittel für den Aufbau und für das ganze Getriebe in dem Protoplasma gegeben, welches wir zur Zeit nicht in seine näheren Factoren zu zergliedern und somit auch nicht im Einzelnen auf die jeweiligen näheren Energiefactoren zurückzuführen vermögen.

Für physiologische Zwecke dürfte es sich empfehlen, als Leistungen durch »Ausscheidungskraft« oder »Krystallisationskraft« alle Vorgänge zu bezeichnen, in welchen in besagter Weise durch Neubildung oder Wachsthum von Körpertheilchen eine Aussenarbeit vollbracht wird, gleichviel ob diese Ausscheidung durch chemische Metamorphose, Krystallisation in Folge der Entziehung des Lösungsmediums oder in anderer Weise veranlasst wird. Sind chemische Reactionen die Ursache des Geschehens, so liefert dieselbe Energie, welcher die chemische Umlagerung entspringt mit der Realisirung der Ausscheidung (oder Volumveränderung) die Kraft für die Aussenleistung. Diese Fälle kann man also in der That als Beispiele für directe Verwandlung chemischer Energie in mechanische Arbeit ansehen, und wie eine genügende, freilich sehr hohe positive Druckwirkung die Entstehung von Eis verhindert, so würde auch die Ausscheidung von Reactionsproducten wenigstens in den Fällen durch sehr hohen Druck verhindert werden, in welchen mit dem chemischen Umsatz eine Volumzunahme des Ganzen eintritt (vgl. p. 176 Anmerkung).

Die chemischen Affinitäten der auf einander reagirenden Stoffe stellen hier die das Geschehen herbeiführenden Energiepotentiale vor, und so gut wie chemische Reactionen sowohl mit positiver als negativer Wärmetönung verlaufen, vermögen solche chemische Energiepotentiale mechanische Leistungen auch bei negativer Wärmetönung zu vollbringen. Ich erwähne dieses, um hervorzuheben, dass mechanische Leistungen durch chemische Energie (so gut wie Leistungen durch osmotische etc. Energie) durchauss nicht allein an Processe gekettet sind, in welchen unvermeidlich chemische Energie disponibel wird, dass also auch in der Pflanze ganz im Allgemeinen Arbeitsleistungen durch chemische Vorgänge denkbar sind, welche nicht, wie die Athmung, eine positive Wärmetönung liefern.

Wie in den Grenzgebieten von Chemie und Physik, wird es auch in Rücksicht auf physiologische Processe unter Umständen von einer conventionellen Begriffsbestimmung abhängen, ob man in einem bestimmten Vorgang einen chemischen oder physikalischen Act sehen will. Es mag hier genügen an die Wechselwirkung von Salzen und Wasser und daran zu erinnern, dass bei Entstehung einer übersättigten Lösung die spätere Ausscheidung sich zeitlich getrennt von dem vorhergegangenen chemischen Umsatz abspielt. Diese ganz naturgemässen begrifflichen Unbestimmtheiten haben, wie überhaupt, so auch für die physiologischen Fragen keine Bedeutung. Uebrigens wird man im Allgemeinen, sobald Umlagerungen in der Molekel Platz greifen, einen Vorgang als einen chemischen, im anderen Falle als einen physikalischen auffassen und demgemäss u. a. die Quellungsvorgänge als ein physikalisches Geschehen ansehen.

Sind mechanische Leistungen in mannigfacher, und sowohl in directer wie in indirecter Weise mit den Stoffwechselproducten verkettet, so bleibt doch eine nächste Aufgabe des Stoffwechsels, die Production der im Organismus auftretenden Körper an sich zu verfolgen. In jeder chemischen Reaction vollzieht sich aber intramolekular ein Energiewechsel, ein Zerreissen und Zusammenfügen von Atomen und Molekeln mit positiver und negativer Arbeitsleistung, woraus bekanntlich als Summe Thermoneutralität, aber auch ein Energieverlust in Form von Wärme (oder Elektricität) resultiren kann. Ein solcher Energieverlust ist unter gegebenen Verhältnissen eine nothwendige Bedingung und Begleiterscheinung einer bestimmten Reaction und in diesem Sinne ist auch, natürlich ohne jede Rücksichtsnahme auf die physiologische Bedeutung, die Entstehung von Wärme (oder Elektricität) in den Stoffwechselprocessen zunächst zu verstehen.

Wie in chemischen Reactionen entsteht vielfach auch im Stoffwechsel ein (oder einige) Körper, dessen Verbrennungswärme gegenüber dem Ausgangsmaterial gesteigert, oder allgemein gesagt, dessen chemischer Energieinhalt (für die Masseneinheit) auf Kosten des Verlustes in einem anderen Systeme auf höheres Niveau gehoben wurde. In sehr durchsichtiger Weise vollzieht sich dieses z. B. wenn ein Metalloxyd durch Kohle oder einen andern Körper reducirt wird, im Princip aber ist derartige Uebertragung stets das Mittel zur Energievermehrung in einem Systeme, sobald eine andere Energiezufuhr nicht im Spiele ist, also

nur ein Wechsel der Vertheilung der chemischen Energie in den aufeinander wirkenden Körpern, resp. in den Reactionsproducten vorliegt. In der näheren Ausführung ist selbstverständlich die grösste Mannigfaltigkeit möglich und die Erreichung des gekennzeichneten Zieles ist ebensowohl denkbar, indem zahlreiche Körper in einer Kette von Processen in Action treten, als auch dadurch, dass von demselben Stoffe ein Theil zur Hebung der chemischen Energie des andern Theiles mithilft.

Sicher spielen dem besagten Princip sich unterordnende Vorgänge im Dienste der Pflanze eine ausgedehnte Rolle, und alle Processe, in welchen die Masseneinheit des Productes einen Zuwachs an chemischer Energie aufzuweisen hat, lassen nur diese Deutung zu, sobald andere als chemische Energiequellen ausgeschlossen sind. Voraussichtlich wird auch in derartigen Vorgängen öfters als eines der Reactionsproducte Kohlensäure, wenn auch nicht in so einfacher Weise wie bei Reduction von Metalloxyden, gebildet werden. Es scheint auch als ob eine wesentliche Aufgabe der Athmungsthätigkeit gerade in der Production bestimmter Stoffe, oder wenn man will, in dem Gewinn von Betriebskaft für solche Production zu suchen wäre, eine Aufgabe, welche thatsächlich vielfach die Hebung eines Körpers auf ein höheres chemisches Energieniveau nothwendig macht. In solcher Rolle der Athmung ist ebensowohl der Eingriff von Sauerstoff als Mittel zum Zweck, als auch der Verlust chemischer Energie verständlich. Doch muss man sich hüten, allein in der Production von Stoffen die einzige Aufgabe des Athmungsstoffwechsels suchen zu wollen, da überhaupt die Athmung ein verwickelter physiologischer Vorgang von allgemeiner und vielseitiger Bedeutung und nicht ein einfacher glatter Oxydationsprocess ist. Uebrigens wird die Hebung auf höheres chemisches Energieniveau ebensowohl organische wie unorganische Körper betreffen können und es ist auch nur ein Specialfall des gekennzeichneten Princips, wenn in Salpeterbacterien, unter Verwendung chemischer Energie, organische Nahrung aus anorganischen Körpern producirt wird, ein Fall der weiterhin (Kap. 4) noch beleuchtet werden soll.

Die Nothwendigkeit wechselseitiger Verkettung von Stoff- und Kraftwechsel, welche schon oberflächliche Betrachtung lehrt, tritt ebenso bei eingehender Zergliederung auf Schritt und Tritt uns entgegen

und thatsächlich involvirt schon jeder einzelne chemische Vorgang ein energetisches Problem. Mit der physiologischen Betrachtung des Stoffwechsels und des gewonnenen Productes ist auch die Frage aufgeworfen, in welcher Weise chemische Energie oder andere an das materielle Substrat gekettete Energiepotentiale in irgend einer Weise Bedeutung für den Organismus gewinnen. Aber gerade die aufbauende Thätigkeit selbst und, wenn ich so sagen darf, das feinere Innengetriebe im Protoplasten ist nicht derart aufgehellt, dass eine einigermassen brauchbare Beurtheilung der einzelnen darin mitwirkenden Factoren und eine Abschätzung ihrer relativen Bedeutung möglich wäre[1]. Wir können deshalb auch nur vermuthen, dass gerade in dem geheimnissvollen Innengetriebe chemische Energie eine Hauptrolle spielt, sei es, dass ein entstehendes Product durch seine Affinitäten etwa zur Anreihung und Angliederung an bestimmter Stelle gelangt, oder dass ein Product oder Umsatz irgendwie zu Leistungen durch chemische Energie führt. Da aber vom chemischen Energiewechsel die Schaffung der nöthigen Stoffwechselproducte, somit überhaupt des materiellen Substrates für alle Leistungen abhängt, so liegt in chemischer Energie die allgemeinste und primäre Bedingung für Wirkungen durch chemische oder andere Energiepotentiale, die wiederum vielfach in chemischen Vorgängen direct oder indirect ihre Entstehung finden. Im gesammten, wie speciell in dem feineren Getriebe kann freilich die nächste Quelle der Betriebskraft für einen Einzelvorgang in anderen als chemischen Energiepotentialen gegeben sein, doch vermögen wir nicht zu

1) Mit der Betonung (p. 156), dass der Organismus und in diesem wieder der Protoplast sowie dessen Organe, ein complexer Aufbau ist, in welchem das Getriebe aus dem Zusammenwirken und dem Zusammengreifen der wiederum variablen Constellationen resultirt, ist auch selbstverständlich, dass ein hinzukommender Stoff je nach Umständen eine ganz verschiedene Bedeutung im Organismus gewinnen und im Dienste dieses nöthigenfalls an räumlich getrennten und specifisch verschiedenen Punkten eine Kettung von Wechselwirkungen und Veränderungen erfahren kann. Im Allgemeinen kann man immerhin von einer Verwendung eines Stoffes für Gewinn von Betriebskraft oder für den Aufbau des Organismus (organisatorischer Incorporation) reden, wobei jedoch eine gleichzeitige Nutzanwendung nach beiden Seiten ebenfalls zulässig ist (vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 180). Ebenso ist selbstverständlich, dass ein aufgenommener oder producirter Stoff sogleich, oder nach längerer Zeit, oder stufenweise, mit mehr oder weniger langen Zwischenpausen, der Verwendung im Stoffwechsel anheimfallen kann.

beurtheilen, ob in mechanischem Maasse den mit oder ohne chemische Energie betriebenen Leistungen der grössere Werth zufällt. Dürfte eine bestimmte Entscheidung sobald nicht möglich werden, so muss man doch beachten, dass das Resultat verschieden ausfällt, je nachdem man auch die intramolekularen Arbeitsleistungen in den chemischen Umlagerungen oder nur die nach aussen gerichteten Leistungen der Molekelcomplexe zum Vergleiche heranzieht.

Abstrahiren wir von dem feineren Getriebe, nehmen wir also den physiologischen Apparat des Protoplasten als gegeben hin, so werden begreiflicherweise die so erreichbaren Leistungen durchsichtiger und in diesen treten, wie gezeigt wurde, unter Umständen andere als chemische Energiepotentiale als nächste Quelle der Betriebskraft in den Vordergrund. Solche Betrachtungen bezogen sich aber, was wohl zu beachten ist, stets nur auf Einzelfunctionen, die, so wichtig sie für bestimmte Zwecke und Ziele sein mögen, doch immer nur ein Glied des Ganzen vorstellen, nach dem durchaus nicht schlechthin, auch nicht in energetischer Hinsicht, das geheimnissvolle Feingetriebe im Protoplasten beurtheilt werden darf, dem in der That auch andere Bedingungen und Ziele geboten und gesteckt sind.

In allen diesen Erwägungen wird man im Allgemeinen sagen dürfen, dass mit der Nahrung, gleichviel auf welche Weise diese erreicht wird, Spannkraft (Energie) in den Organismus eingeführt wird, durch die und durch deren Vermittelung die nöthige Betriebskraft im Organismus gewonnen wird. Denn eine bedingende und vermittelnde Rolle spielt der Stoffwechsel auch für diejenigen Leistungen, welche nicht direct durch chemische Energie betrieben werden, gleichviel, ob die nöthige Energie in der Pflanze durch Transformation chemischer Energie gewonnen, oder von aussen, etwa in Form von Wärme, zugeführt wird.

III. Beziehungen zwischen Stoffwechsel und Leistungen.

In den vorausgegangenen Betrachtungen ist dargethan, dass es für verschiedene, auch für wichtige und unentbehrliche Functionen unmittelbar eines chemischen Umsatzes, also chemischer Betriebskraft, nicht bedarf. Doch ist, wie nachdrücklich (p. 162) betont wurde, der Aufbau und die Erhaltung des Organismus ohne Zusammenwirken

von Stoff- und Kraftwechsel unmöglich und so sind nothwendig alle Vorgänge in irgend einer, wenn auch noch so indirecten Weise mit dem chemischen Umsatz verkettet. Wie aber der Entwicklungsgang und ebenso das Getriebe im ausgewachsenen Organismus in keinem Falle lückenlos in eine Kette von Ursachen und Wirkungen aufgelöst wurden, so fehlt auch schon zumeist die genügende Einsicht in die Mechanik einzelner Functionen, um das Verhältniss zwischen Stoffwechsel und Kraftwechsel in jeder Hinsicht präcisiren und Grösse, Quellen und Bedingungen des Geschehens und der Betriebsenergie allseitig bestimmen zu können. Eine solche Unsicherheit muss bei lückenhafter Kenntniss der näheren oder ferneren Bedingungen stets bleiben, wenn es auch z. B. für einzelne physikalische Glieder in den Functionen im Princip völlig klar ist, dass sie an sich chemischer Energie nicht bedürfen oder doch nicht nothwendig bedürfen.

Thatsächlich mangelt eine genügende Aufhellung der bedingenden Factoren häufig schon dann, wenn es sich um einfachere Functionen des als gegeben hingenommenen Apparates der Pflanze handelt. So sind u. a. zu den von chemischer Energie unabhängigen osmotischen Leistungen entsprechende Mengen löslicher Substanzen nothwendig, welche aber in sehr differenter Weise gewonnen werden können. Selbst wenn ein Körper nicht einem tiefergreifenden Stoffwechsel entstammt, vielmehr diosmotisch herbeigeführt wird, bleibt doch wieder zu entscheiden, ob die Speicherung mit chemischen Reactionen verknüpft ist[1]. Die an sich variable Grösse des Aufwandes, resp. des Verlustes an chemischer Energie in einem solchen Processe ist noch in keinem derartigen Falle vollständig ermittelt, gleichviel ob die Anhäufung mit oder ohne tiefere Stoffmetamorphosen erreicht wird. Ebenso kennen wir nicht den Energieaufwand für die Production einer Enzymmenge und können schon dieserhalb nicht beurtheilen, ob dieser Aufwand die durch das Enzym ausgelösten Vorgänge in energetischer Hinsicht übertrifft oder nicht erreicht.

Weiter ist z. B. nachgewiesen, dass die Reizbewegungen der Staubfäden von Cynareen bei invariabler Elasticität der Zellhaut durch eine Variation in der Turgorkraft veranlasst werden, aber es ist noch

1) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 290.

nicht präcisirt, in welchem Sinne Stoffwechsel, d. h. chemische Energie, in diesen Turgorwechsel bedingend eingreift (vgl. Kap. 6). Noch verwickelter gestalten sich die Verhältnisse beim Wachsthum der Zellen. Zu der Turgorregulation, welche mit der Volumzunahme der Zelle nothwendig wird, gesellt sich hier das Wachsthum der Haut, hinsichtlich dessen die Frage auftritt, ob die nächste Betriebskraft aus chemischer Energie oder anderen Energiequellen, resp. aus Combination beider entspringt (vgl. Kap. 7). Und in noch höherem Grade fehlt die genügende Einsicht in die Causalität der Wachsthums-, Gestaltungs- und Bewegungsvorgänge in dem lebensthätigen Protoplasten.

In Erwägung solcher Sachlage ist nicht zu erwarten, dass einige wenige scharf begrenzte Typen die Gesammtheit der mannigfachen Beziehungen und Verkettungen zwischen Stoffwechsel und Leistungen darstellen werden. Sobald es sich nur um Erzeugung des Stoffes handelt, vermöge dessen Leistungen vollbracht werden, kann man den chemischen Umsatz wohl als formale Bedingung ansehen, während in anderen Fällen sicherlich auch Auslösung irgend welcher Energiepotentiale durch chemische Actionen veranlasst wird. Die Leistungen durch Enzyme tragen z. B. den Charakter auslösender Wirkungen (Reize)[1], während es sich bei Production eines Stoffes als Mittel für Leistungen nicht einfach um Auslösung bereits angehäufter Spannkräfte handelt, wohl aber ebenfalls völlige Disproportionalität bestehen kann zwischen der Energie, welche für den Aufbau des Körpers aufging und den durch diesen Körper vermittelten Leistungen (vgl. p. 164). Möglich ist es übrigens auch, dass die in dem chemischen Umsatz erzielten specifischen Bewegungszustände auslösend oder Energie übertragend wirksam sind und dieses gilt natürlich ebenso für den Stoffwechsel der Athmung.

Uebrigens fehlt es nicht an ähnlichen Verwicklungen und Schwierigkeiten bezüglich anderer Energieformen und es ist u. a. bekannt, dass Wärme nicht nur als formale Bedingung, sondern auch als Auslösung für den Organismus in Betracht kommen kann (vgl. p. 172). Dazu kommt, dass es z. B. bei gewissen mit der Lösung verbundenen Erscheinungen zweifelhaft oder der Willkür überlassen ist, ob man die Vorgänge als chemische oder physikalische Phänomene auffassen will.

1) Vgl. PFEFFER, Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen 1884, Bd. I, p. 472.

Jedenfalls darf aus Steigen und Fallen der Athmung (oder irgend eines Stoffwechselprocesses) mit einer Leistung nicht gefolgert werden, dass die Betriebskraft für letztere direct aus der Athmung entspringt. Denn eine derartige gegenseitige Abhängigkeit ist ebenso möglich, wenn der Athmung nur eine auslösende Rolle zufällt, oder wenn etwa eine Stoffmetamorphose den mit der Thätigkeit (Wachsthum u. s. w.) steigenden Bedarf an einem Körper zu decken hat.

Thatsächlich und nothwendig werden die im Organismus zusammengreifenden Functionen im Allgemeinen in selbstregulatorischer Weise gelenkt[1]), doch fehlt zumeist eine genügende causale Einsicht in den correlativen Zusammenhang. Dieserhalb ist auch den derzeit vorliegenden Erfahrungen nicht zu entnehmen, ob die in der Athmung freiwerdende chemische Energie direct einen grossen Theil oder gar keine derjenigen Betriebskraft liefert, welche beim Wachsen, Bewegen u. s. w. Verwendung findet. In dieser Richtung ist auch kein Schluss aus dem ansehnlichen Quantum von chemischer Energie zu ziehen, welches in der Athmung frei wird, und falls diese ganze Quantität in Form von Wärme auftreten sollte, würde der Betrieb mechanischer Leistungen anderen Energiepotentialen zufallen, durch welche natürlich die Athmungswärme, wie die Energieform der Wärme überhaupt, zum Umsatz in Arbeit verwandt werden kann. Durch solche oder irgend eine andere Beziehung wird die erfahrungsgemäss feststehende Bedeutung und Unerlässlichkeit der Athmung in keiner Weise herabgesetzt, wie überhaupt durch keine Studie, welche im Näheren aufdeckt, wie und wodurch die Athmung im lebendigen Getriebe wirksam und unentbehrlich ist.

Ebenso wird das Verhältniss zwischen Athmung und mechanischen Leistungen nicht näher präcisirt durch den Stillstand von Wachsthum, Bewegungen u. s. w. bei Entziehung des Sauerstoffes. Denn während die Fortdauer einer Function nach Sistirung der normalen Athmung allerdings die unmittelbare Unabhängigkeit beider beweist, ist aus dem Stillstand der Leistung nicht zu folgern, dass die Betriebskraft für diese direct aus der Athmung entspringt. Auch wenn letzterer nur eine zur Ausführung nothwendige auslösende Action zufiele, würde unvermeidlich mit Aufhören der normalen Athmung Stillstand

---

1) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge 1889, p. 463.

erzielt werden. In gleicher Weise stellt die Uhr ebensowohl ihren Gang ein, wenn ein Rädchen, als wenn die Feder den Dienst versagt, und die Dampfmaschine arbeitet auch dann nicht mehr, wenn nur der auslösende Schieber geschlossen wird[1].

Ob die Thatsache, dass durch Chloroformiren, trotz voller Fortdauer der Athmung[2], verschiedene Bewegungsvorgänge aufhören, dahin zu deuten ist, dass die Athmung nicht direct die Betriebskraft liefert, ist aus dem empirischen Materiale nicht zu entnehmen. Dieses gestattet auch nicht mit Bezug auf diese Fragen Schlussfolgerungen aus der Erfahrung abzuleiten, dass die Athmung mit der Temperatur dauernd zunimmt, während Wachsen und Bewegen jenseits des Optimums der Temperatur retardirt und endlich zum Stillstand gebracht werden.

Alle Erfahrungen aber, aus welchen die directe Unabhängigkeit zweier oder einiger Functionen hervorgeht, sind natürlich physiologisch bedeutungsvoll und werden noch höhere Bedeutung durch systematische und zielbewusste Forschungen erlangen. Speciell in Rücksicht auf die Athmung weiss man, dass bei aëroben Pflanzen einzelne Functionen nach Entziehung des Sauerstoffes fortdauern[3], während die Fortdauer auffälliger vitaler Bewegungsvorgänge im sauerstofffreien Raume bis dahin zwar nicht für Pflanzen, wohl aber für den animalischen Muskel ermittelt wurde. Möglich und wahrscheinlich, dass solcher Fortdauer gerade die Individualisirung der Einzelfunction günstig ist, dass also bei geringer Arbeitstheilung in dem vielseitig thätigen Organe oder Complexe eine Hemmung des Ganzen durch

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 378.

2) ELFVING, Einwirkung von Aether u. Chloroform auf Pflanzen, 1886, p. 2.

3) Als Einzelfunctionen, die ohne Sauerstoff in Aëroben fortdauern, wurden, abgesehen von intramolekularer Athmung, in meiner Physiologie (Bd. I, p. 378) angeführt: Abnahme, resp. Zunahme der Turgorkraft mit Entziehung resp. Zufuhr von Wasser; Bildung der Plasmahaut und Deformationsfähigkeit des Protoplasmakörpers, sowie die Wirkung der vom Organismus zuvor producirten Enzyme. Weiter nenne ich noch die Diosmose und Speicherung zweier Stoffe (PFEFFER, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen Bd. II, p. 284, 299) und den Wiederbeginn der Kohlensäurezersetzung im beleuchteten Chlorophyllapparat. Letzteres beweist die bei Beleuchtung wiederkehrende Bewegung der Bacterien, welche zuvor durch ihre Bewegungslosigkeit das völlige Fehlen von Sauerstoff anzeigten und in Uebereinstimmung damit auch eine andere Versuchsanstellung BEYERINCK's (Botan. Zeitung 1890, p. 743).

eine einzelne z. B. von der Präsenz des Sauerstoffs abhängige Function leichter erzielt wird. Anderseits ist aber nicht zu verkennen, dass diejenigen niederen Pflanzen, welche je nach Umständen mit oder ohne Sauerstoff leben können, zu Forschungen in den hier angedeuteten Fragen Angriffspunkte bieten, welche bisher noch nicht empirisch ausgenutzt wurden. In solchen und anschliessenden Studien wird wohl auch darüber Gewissheit zu erlangen sein, ob, wie es scheint, die an sich zur vitalen Thätigkeit unzureichende intramolekulare Athmung für die Erhaltung des Lebens der Aëroben im sauerstofffreien Raume wesentliche Bedeutung hat[1]).

Aus obigen und anderen Erwägungen ergibt sich ohne weiteres, dass das Verhältniss zwischen dem Energiewerth der Athmung (sowie des Stoffwechsels überhaupt) und den mechanischen Leistungen des Organismus, sowohl im normalen Verlauf der Entwicklung, als auch durch innere und äussere Einflüsse Verschiebungen erfahren und zulassen muss. Abgesehen davon, dass nach dem Auswachsen der Pflanzentheile andere Anforderungen an den Betrieb gestellt werden, genüge es hier, an alle die Eingriffe zu erinnern, durch welche ein Stillstand oder eine Verlangsamung an Wachsthums- und Bewegungsvorgängen erzielbar ist, während die Athmung voll fortdauert oder sogar (wie bei Temperaturerhöhung) gesteigert wird. Ebenso hat u. a. die Qualität der Nahrung, welche speciell Pilzen in gewünschter Variation dargeboten werden kann, einen Einfluss auf das besagte Verhältniss.

Die causale Aufhellung einzelner Vorgänge ist zwar eine Grundbedingung für ein Eindringen in die Functionen des Organismus, doch ist wohl zu beachten, dass jene nur einzelne Glieder in dem vitalen Gesammtgetriebe vorstellen und dass wir noch weit davon entfernt sind, das gesammte reale Werden und Geschehen aus den jeweils gegebenen Bedingungen und dem Wechsel der Constellationen als nothwendige Folge ableiten zu können. In solcher nüchterner Erwägung liegt auch die häufig nicht befolgte Mahnung, dass man sich hüten muss, die gerade causal zugänglichen Vorgänge in ihrer Bedeutung zu überschätzen und einseitig mit Bezug auf diejenigen Erscheinungen abzuwägen, in

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. I, p. 379.

welche eine ganze Reihe unbekannter Factoren verwebt ist. Dieses gilt ebenso im Speciellen für die Beziehungen zwischen Stoffwechsel und Leistungen, welche wir, wie öfters betont wurde, bei dem Standpunkt unserer Kenntnisse nicht in ihrer Totalität zu durchschauen vermögen.

Allgemein sind allerdings, mit Rücksicht auf den Aufbau des Organismus und die hierzu nothwendigen Stoffe, chemische und auch tiefgreifende chemische Umlagerungen eine Nothwendigkeit. Dagegen können wir auf Grund der derzeitigen Einsicht in das Getriebe wohl die Wahrscheinlichkeit, nicht aber die zwingende Nothwendigkeit dafür ableiten, dass, wie es Thatsache ist, auch solche chemische Processe durchaus unerlässlich sind, welche zum Verlust einer grösseren Menge chemischer Energie, d. h. zu positiver Wärmetönung führen. So viel aber ist nach den vorausgegangenen Erörterungen gewiss, dass die unmittelbare Betriebskraft für mechanische Leistungen vielfach nicht chemischer Energie entspringt, ja es scheint theoretisch möglich, dass letztere dem ganzen frei werdenden Betrage nach in Form von Wärme auftritt, die Gesammtheit von mechanischen Leistungen des Organismus also durch anderweitige Energiepotentiale vermittelt wird.

Schon aus diesen Erwägungen folgt, dass die Bedeutung eines Stoffes oder eines Stoffwechselprocesses in dem Organismus nicht schlechthin nach dem chemischen Energieinhalt, resp. dem chemischen Energiewechsel beurtheilt werden kann. Diesen Schluss ergiebt ebenso die allgemeine chemische Erfahrung, dass für Wechselwirkungen und Verbindungsweise specifische Affinitäten von Atomen und Molekeln eine Rolle spielen, welche durch die in der Thermochemie gemessenen Factoren keinen Ausdruck finden. In noch höherem Grade und mannigfacherer Weise fallen specifische Qualitäten im Organismus ins Gewicht und die in der Thermochemie bemessenen allgemeinen dynamischen Werthe allein vermögen durchaus nicht Rolle und Bedeutung von Stoff und Stoffwechsel im Organismus im Näheren zu bestimmen. In diesem kann deshalb auch ein total oxydirter Körper Betriebskraft liefern, und ebenso können solche chemische Processe bedeutungsvoll werden, die thermoneutral oder mit negativer Wärmetönung verlaufen, in denen also chemische Energie überhaupt für Leistungen ausserhalb des reagirenden Systemes nicht disponibel wird.

Mit der Nothwendigkeit der Sauerstoffathmung (oder auch der Gährung) für das Fortkommen von Organismen ist auch die Frage aufgeworfen, warum thatsächlich im Organismus Processe mit hoher positiver Wärmetönung sich abspielen[1]). Die Wärmeproduction als solche, welche bei den warmblütigen Thieren Selbstzweck ist, erscheint in der That für die Pflanzen in biologischer Hinsicht nicht nothwendig (vgl. p. 170). Dagegen wird in Erwägung zu ziehen sein, ob nicht diese Umsetzungen mit hoher Wärmetönung, trotz des Energieverlustes in Form der Wärme, für die Pflanze die ökonomisch vortheilhaftesten oder die von Seite des lebendigen Protoplasmaleibes den geringsten Arbeitsaufwand fordernden deshalb sind, weil im Allgemeinen am leichtesten die unter starker Wärmeentwicklung verlaufenden oder, richtiger gesagt, diejenigen chemischen Reactionen eintreten, in welchen unter Austritt von Wärme die Gesammtentropie wächst[2]).

Eine bestimmtere Antwort ist aber nur durch weitere Aufhellung der Athmung und der anschliessenden Vorgänge zu erwarten und die obigen Bemerkungen sollten auch nur Hinweise auf einige Gesichtspunkte sein, welche vielleicht mit in Betracht zu ziehen sind in den mannigfachen hier nur angedeuteten Fragen. Ueberhaupt ist die Athmung ein physiologischer Vorgang, der zwar mit Rücksicht auf die Ausgangskörper und Endproducte eine totale (oder auch nur partielle) Verbrennung vorstellt, jedoch factisch in einer aller Voraussicht nach verwickelten Kette von besonderen Wechselwirkungen und Umlagerungen realisirt wird[3]). Und es ist mindestens sehr wahrscheinlich, dass gerade in den Constellationen der Processe selbst, sowie in den von letzteren und von den Producten ausgehenden Wirkungen eine vielseitige und wichtige Rolle der Athmung liegt,

---

1) Da die Athmung, und also wohl auch die Wärmeproduction, mit der Temperatur bis zur Lebensgrenze steigt, so wird die Tödtung dieserhalb etwas früher eintreten, als es ohne diese die Körpertemperatur steigernde Wärmequelle unter gleichen Umständen der Fall sein würde.

2) Vgl. Ostwald, Lehrbuch d. allgem. Chemie 1887, Bd. II (I. Aufl.), p. 388, 614. An letzterer Stelle ist auch die irrige Auffassung Berthelot's behandelt, nach der ohne Dazwischentreten fremder Energie immer diejenigen Reactionen eintreten sollen, in welchen die meiste Wärme entwickelt wird.

3) Ueber die Athmung vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Oxydationsvorgänge, 1889, p. 480.

die also, sowie die Kette der zum Ziel führenden Processe, nicht schlechthin durch die endlich direct oder indirect erzielten chemischen Producte und die Summe der freigewordenen, resp. transformirten chemischen Energie charakterisirt wird.

Nach aller Erfahrung entspringt in der Sauerstoffathmung und auch in gewissen Gährungen ansehnliche Wärmetönung, die aber voraussichtlich für Erreichung gleicher Ziele, je nach dem zur Verarbeitung gebotenen Materiale, verschieden ausfallen dürfte. Immerhin aber wird Wärmeproduction in der Sauerstoffathmung kaum jemals fehlen, wohl aber muss die Frage aufgeworfen werden, ob etwa unter den anaëroben Organismen auch solche existiren, in denen als Resultate aus der Gesammtheit des Stoffwechsels eine negative Wärmetönung entspringt. Ist dieses nicht allzu wahrscheinlich, so ist es doch vom rein chemischen Standpunkt nicht direct unmöglich, da thatsächlich auch solche Processe bekannt sind, welche trotz des Verlaufes mit negativer Wärmetönung[1]) geeignete Baustoffe und

---

1) Einige Bemerkungen über die Wärmetönung bei Enzymwirkungen dürften hier wohl am Platze sein, da NAEGELI (Botan. Mittheilungen 1881, Bd. III, p. 377; Theorie d. Gährung 1879, p. 66), entgegen KUNKEL (PFLÜGER's Archiv f. Physiologie 1879, Bd. XX, p. 509) für diese Processe eine negative Wärmetönung als allgemein annimmt und darin einen Unterschied von den unter Wärmeentwicklung verlaufenden Gährungen erblickt. Eine derartige Unterscheidung ist aber in Wirklichkeit sicher unzutreffend. Denn es ist keineswegs ausgeschlossen, dass fernerhin den Gährungen anzureihende Processe mit negativer Wärmetönung entdeckt werden und ausserdem ist wahrscheinlich, dass die meisten enzymatischen Processe mit Wärmebildung verlaufen. Eine solche tritt z. B. bei der hier anzureihenden Zerfällung der Ameisensäure durch Iridium in Kohlensäure und Wasserstoff ein (TAMMAN, Ztschr. f. physiolog. Chemie Bd. III, p. 25 und OSTWALD, Lehrbuch d. allgem. Chemie I. Aufl., Bd. II, p. 323) und ebenso bei der unter gewissen Bedingungen eintretenden fermentativen Zerspaltung des Harnstoffes (OSTWALD l. c., p. 361). Bei der Spaltung des Rohrzuckers in Dextrose und bei der Entstehung dieser aus Stärke sind die Wärmetönungen überhaupt nur gering, fallen (bei Vernachlässigung der Lösungswärme) jedoch in ersterem Falle negativ, im zweiten Falle positiv aus nach neueren Bestimmungen von STOHMANN, welche jedenfalls exacter als ältere Bestimmungen der Verbrennungswärme sind, auf welche NAEGELI basirte.

Da die Verbrennungswärmen nach STOHMANN (Ztschr. f. physik. Chemie Bd. 6, p. 341) für 1 Grammmolekel Rohrzucker 1322,2 Cal (Cal = 1 Kilo H_2O von 0 bis 1° C.), für 2 Grm.-Mol. Dextrose 1328,2 Cal betragen, so beträgt die Wärmeabnahme 6 Cal. Die Lösungswärmen, welche man mit NAEGELI als ein nicht chemisches Glied des ganzen Processes auffassen kann, sind für beide Körper negativ. Demgemäss würden (OSTWALD l. c., p. 319) 0,8 Cal zu obigem Werth des Rohr-

Energiepotentiale in den entstehenden Körpern bieten könnten. Physiologisch aber darf man, wie schon bemerkt, auf Grund der heutigen Kenntnisse eine positive Wärmetönung im Stoffwechsel der Pflanzen nicht als eiserne Nothwendigkeit fordern und transpirirende Pflanzen lehren unmittelbar, dass ein Gedeihen recht wohl möglich ist, wenn als Resultante aller Processe die Temperatur des Pflanzenkörpers unterhalb der Temperatur der Atmosphäre gehalten wird. Analog wäre es aber auch denkbar, dass, ohne Mitwirkung von Transpiration, trotz positiver Glieder im Stoffumsatz, doch durch negative Glieder (z. B. in Auflösungen, Arbeitsleistungen u. s. w.) in Summa eine Abkühlung des Ganzen erzielt würde.

Diese Fragen wurden bislang überhaupt nicht discutirt, und aus den in Hinsicht auf den Stoffwechsel der Anaëroben völlig unzureichenden Untersuchungen ist nicht zu entnehmen, ob eine solche negative Wärmetönung unter bestimmten Ernährungsverhältnissen für gewisse Arten mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuthet werden darf. Jedenfalls kann nur der directe Versuch entscheiden und man muss sich hüten, die bisherigen Erfahrungen zu verallgemeinern. Denn durch solches ungerechtfertigtes Generalisiren wurde auch die Nothwendigkeit der Sauerstoffathmung zum Schaden der Wissenschaft als Dogma proclamirt, auch wohl Allgemeinheit der Kohlensäureproduction angenommen, obgleich eine solche keineswegs gefordert werden kann. Thatsächlich soll auch nach Liborius[1]) bei gewissen Anaëroben eine Gasentwicklung gänzlich unterbleiben und denkbar ist ebenfalls,

---

zuckers zu addiren und 2 (2,25) Cal von dem Werthe für Dextrose zu subtrahiren sein, so dass dann nur eine negative Wärmetönung von 0,2 Cal übrig bliebe.

Die Verbrennungswärmen für 1 Grm.-Mol. Stärke resp. Dextrose sind nach Stohmann 667,9, resp. 664,6 Cal, so dass die Wärmeentwicklung bei der Entstehung der Dextrose 3,3 Cal ausmacht. Die Quellungswärme der Stärke dürfte nach einer Calculation Rodewald's (Ztschr. f. wiss. Bot. Bd. XVIII, p. 341) ungefähr + 2,8 Cal betragen. Da nun sowohl diese, wie anderseits die Lösungswärme der Dextrose mit 2,25 Cal je von den respectiven Verbrennungswerthen zu subtrahiren sind, so würde sich dann für die genannte Umwandlung in Summa die Wärmetönung auf + 2,7 Cal stellen.

Bei Zerspaltung des Zuckers in der Alkoholgährung ist die Wärmeentwicklung bekanntlich ziemlich ansehnlich. Sie berechnet sich pro Grm.-Mol. Dextrose, unter Beachtung der verschiedenen mitspielenden Factoren, ungefähr auf + 22,8 Cal (vgl. Ostwald, l. c., p. 321).

1) Arbeiten a. d. hygien. Institut zu Göttingen 1886, p. 159, 169.

dass, unter Mitwirkung von Sauerstoff, ausschliesslich nicht gasförmige Oxydationsproducte entstehen, ja dass je nach Material und Bedingungen in dieser Hinsicht das Resultat verschieden ausfällt[1]. Auch die Essigbacterien produciren vielleicht keine Kohlensäure und diese tritt anscheinend sehr zurück bei Schwefelbacterien und nitrificirenden Bacterien[2].

Im Anschluss an die Wärmebildung im Organismus genügt es, kurz auf die Aussendung der Energieform der Wärme in Gestalt leuchtender Strahlen hinzuweisen. Die Production von Licht in Organismen, welche bekanntlich nur einer beschränkten Zahl von Pflanzen zukommt, wird durch Chemiluminiscenz[3] vermittelt, d. h. durch Verwendung chemischer Energie, und bei den bis dahin untersuchten Fällen ist das Leuchten an die Sauerstoffathmung gekettet[4].

In biologischer Hinsicht haben wir das Leuchten hier nicht zu discutiren. Nur beiläufig sei erwähnt, dass die Aussendung von Lichtstrahlen aus einem Organismus, dessen Temperatur ungefähr die der Umgebung ist, noch keineswegs bedingt, wie dem Wesen nach LANGLEY[5] interpretirt, dass diese Lichtquelle in ökonomischer Hinsicht besonders billig ist. Denn es ist ebenso das Gegentheil möglich, da die Energiemenge, welche insgesammt der Organismus für Erzielung des Leuchtens aufbieten musste, uns völlig unbekannt ist und sehr wohl auch relativ sehr ansehnlich sein kann. Uebrigens lehren Lichtstrahlen, wie diese strahlende Energie von einem kälteren Körper ausgehen und mit der Absorption in einem wärmeren Körper zur Arbeitsleistung in diesem dienen kann, ein Verhalten, das eine gewisse Verallgemeinerung des zweiten Hauptsatzes der mechanischen Wärmetheorie fordert[6].

---

1) Es sei hier an die je nach Umständen veränderliche Oxalsäureproduction durch Pilze erinnert. Vgl. WEHMER, Botan. Ztg. 1891.

2) Vgl. WINOGRADSKY, Réch. s. l. Organismes d. l. Nitrification, 2. mém., 1890. Sep. aus Annal. d. l'Institut Pasteur; Bot. Ztg. 1887, p. 590.

3) Vgl. E. WIEDEMANN, Annal. d. Physik u. Chemie 1889, Bd. 37, p. 180.

4) Ueber Leuchtbedingungen vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 418 und BEYERINCK, Les bactéries lumineuses dans leur rapports avec l'oxygène. Sep. aus Archiv. Néerlandaises 1889, Bd. XXIII.

5) Beiblätter zu Annal. d. Physik u. Chemie 1890, Bd. XIV, p. 1096 und ibid. 1891, Bd. XV, p. 281 die Kritik von E. WIEDEMANN.

6) Vgl. E. WIEDEMANN, Annal. d. Physik u. Chemie 1889, Bd. 38, p. 485.

Aus chemischer Energie entspringt auch die anscheinend in allen Pflanzen producirte Elektricität, zu deren Erzeugung wiederum in hervorragender Weise der Athmungsstoffwechsel beiträgt. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass, so gut wie Wärme, auch Elektricität noch auf andere Weise in der Pflanze erzeugt wird, wenn auch sichere Beweise dafür zur Zeit nicht vorliegen[1]).

Aehnlich, wie für die Wärme, ist es unbekannt, ob die Elektricität gleichsam nur als nothwendiges Nebenproduct der realisirten chemischen Umsetzungen hervorgeht, oder ob sie eine besondere Rolle im Organismus spielt, z. B. indem sie auf chemische oder andere Vorgänge arbeitsleistend oder auslösend einwirkt. Im Verband mit diesen Erwägungen ist auch die Frage aufzuwerfen, ob durch von aussen kommende elektrische Energie nutzbare Leistungen, resp. Energiepotentiale in der Pflanze zu erreichen sind.

Zwar sind an der Pflanze immer nur schwache elektrische Ströme gemessen, doch kommen einmal nur Potentialdifferenzen zur Wirkung in dem ableitenden Bogen und dann ist nicht zu vergessen, dass die Arbeitsleistung durch Elektricität dennoch hohe Werthe erreichen könnte, nämlich wenn dieselbe in regulatorischer Weise in der Pflanze producirt würde. Sollte aber die Elektricität in physiologischer Hinsicht nur nebensächliches Product sein, so dürfte sie doch in manchen Fällen als Reagens für den Verlauf derjenigen Vorgänge nutzbar gemacht werden können, in welchen sie in Entstehung tritt.

Das Leben selbst und somit alles physiologische Geschehen hängt in erster Linie von den besonderen Eigenschaften des Organismus ab. Diese entscheiden auch darüber, ob überhaupt und in welchem Sinne ein aufgenommener oder producirter Körper im Dienste der Pflanze Verwendung findet und Bedeutung gewinnt. Demgemäss fällt die Nutzbarmachung desselben Stoffes verschieden aus und Glucose kann z. B. sowohl zur Verathmung, als auch zur Formation von Zellhaut, Eiweissstoffen, organischen Säuren u. s. w. dienen.

Diese in Hinsicht auf das Fortkommen des Organismus noth-

1) Näheres bringt eine demnächst von Herrn Haacke zu veröffentlichende Untersuchung.

wendigerweise selbstregulatorische Thätigkeit liegt zwar nicht entschleiert vor uns, kann jedoch immerhin ganz im Allgemeinen als Resultante des complexen Aufbaues und Getriebes erreichbar und verständlich erscheinen. Wie schon betont (p. 156) ist jeder Protoplast ein Elementarorganismus, in welchem in dem Zusammenwirken der Organe und Theile, bei gleichzeitigem Wechsel der Constellationen im Ganzen und in den Gliedern, die Bedingungen für die besondere und veränderliche Thätigkeit liegen. In solchem Getriebe, in welchem u. a. auch räumliche Trennungen, sowie Fortführung oder Consum von Stoffen eine Rolle spielen, ist eben eine Summe von Dispositionen geschaffen, welche wir nicht in ihrer Totalität zu durchschauen vermögen [1]).

So lange aber dieser Complex eine Unbekannte ist, lässt sich das Schicksal eines hinzutretenden Körpers nicht unbedingt voraussagen, wenn dessen chemische und physikalische Eigenschaften auch noch so gut bekannt sind. Denn der hinzukommende Körper bleibt in der Summe der eingeleiteten Wechselwirkungen nur ein Factor, dessen Qualitäten zwar voll ins Gewicht fallen, jedoch gegenüber den mannigfacheren besonderen Qualitäten in dem Organismus im Allgemeinen um so weniger in erster Linie entscheidend in den Vordergrund treten werden, als die regulatorische Thätigkeit des lebenden Complexes eine Summe von neuen Reactionsbedingungen schafft. Letztere sind ja auch in todten Massen von den gebotenen Bedingungen, also zunächst von den in einem Gemische vereinten Körpern abhängig, und die Vernachlässigung dieser Factoren für die Beurtheilung der Umsetzungen in einem hinzukommenden Stoffe bedeutet in principieller Hinsicht genau denselben Fehler, wie die Vernachlässigung des viel verwickelteren lebendigen Complexes.

Diese allgemeinen Gesichtspunkte kommen natürlich für alles physiologische Geschehen in Betracht, also ebensowohl für den Stoffwechsel, als für den Kraftwechsel, deren Separirung überhaupt nur in unserer subjectiven Anschauung begründet ist. Im Speciellen sind also z. B. in erster Linie die Eigenschaften des Organismus dafür massgebend, ob disponibel werdende chemische Energie in Wärme, mechanische Leistungen oder andere Energieformen transformirt wird.

1) Vgl. auch PFEFFER, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge, 1889, p. 455.

Und wenn durch die Ausgangs- und Endproducte einer chemischen Reaction zwar die Summe der frei werdenden chemischen Energie bestimmt ist, so wird damit doch die Leistungsfähigkeit eines Körpers und seiner Producte schon deshalb nicht gekennzeichnet, weil, wie früher (p. 162, 174) hervorgehoben wurde, Leistungen auch durch Energiepotentiale möglich sind, zu deren Betrieb chemische Energie nicht nöthig ist.

Anderseits ist es eine bekannte Thatsache, dass alle grundlegenden Erfahrungen über die Bedeutung eines Körpers für den Organismus auf empirischem Wege gewonnen sind und sich nicht aus chemischen Eigenschaften voraussagen lassen und liessen. Aus diesen ist z. B. schlechterdings nicht abzuleiten, dass gerade das Kalium alle Phanerogamen bedürfen und dass nicht in diesen, wohl aber in gewissen Pilzen, Kalium durch Cäsium und Rubidium, nicht aber durch Natrium und Lithium vertretbar ist, oder dass, um noch ein Beispiel zu nennen, die Samenfäden der Farne auf Aepfelsäure, die der Moose auf Rohrzucker, die beweglichen Bacterien auf verschiedene Stoffe reagiren. Für unsere Betrachtungen sind auch die Reizerscheinungen voll zu berücksichtigen, da sie ja in jedem Falle eine specifische Wechselwirkung kennzeichnen und zudem den Anstoss geben, dass die Thätigkeit des Organismus in neue und theilweise wesentlich veränderte Phasen und Bahnen gelenkt wird.

In Bezug auf die massgebenden specifischen und subjectiven Besonderheiten des Organismus kann man mit Hinsicht auf den hinzutretenden Stoff von specifischen Qualitäten des Organismus reden, die, so wenig wie unsere subjective Wahrnehmung von Geruch und Geschmack, nicht in denjenigen Erfahrungen enthalten sein können, welche aus dem wechselseitigen Verhalten todter Massen gewonnen wurden. Den Ausdruck der Erfahrungen letztgenannter Art spiegeln aber die Structurformeln wieder, welche sachgemäss deshalb jene specifischen (physiologischen) Qualitäten nicht umfassen können, in der heute üblichen Form übrigens auch den numerischen Inhalt freier chemischer Energie nicht anzeigen.

Mit der Betonung der Wechselwirkung ist übrigens schon ausgedrückt, dass verwandte oder ähnlich constituirte Körper in concreten Fällen gegenüber demselben physiologischen Complexe sehr wohl zu gleichem oder ähnlichem Erfolg führen können und solches

ist besonders da zu erwarten, wo es sich um allgemeine oder einfachere Functionen handelt. Immer aber war, was wohl zu beachten ist, die Natur dieses physiologischen Erfolges nicht etwa aus bekannter chemischer Constitution a priori abgeleitet, sondern zunächst empirisch für ein Glied der Stoffe constatirt, das somit als Basis des Vergleiches diente. Und dass nicht allgemein ähnliche Constitution und chemische Verwandtschaft analoge physiologische Bedeutung bedingen, ergiebt sich sogleich aus den schon angeführten Beispielen, denen sich zahlreiche gleichsinnige Erfahrungen über den Nährwerth[1]) und anderweitige Wirkungen verwandter Körper anreihen.

Selbstverständlich ist aber vollste und ausgedehnteste Beachtung und Verwerthung der physikalischen und chemischen Erfahrungen eine Vorbedingung und ein wichtigstes Rüstzeug für siegreiches Vordringen auf physiologischem Gebiete. Speciell hat auch das Verhalten des Organismus gegen Körper chemisch bekannter Constitution eine hervorragende Bedeutung. Denn wohl darf man hoffen, durch kritische Studien solcher Art mehr und mehr gleichsam eine Reihe von Gleichungen zu gewinnen, mit deren Vermehrung die bekannten chemischen Glieder die Handhabe bieten, um die unbekannten physiologischen Factoren zu eruiren. Wird aber ohne gebührende Rücksichtnahme auf diese Factoren einseitig nur mit chemischen Erfahrungen an todten Massen operirt, so sind derartige Speculationen nicht mehr berechtigt, sich physiologische Studien zu nennen[2]).

Thatsächlich ist noch in keinem Falle das ideale physiologische

---

1) Siehe u. a. REINKE, Unters. a. d. botan. Laboratorium zu Göttingen 1883, Heft 3, p. 40. — Zu beachten ist, dass bei heterogener Nahrung der Organismus und damit sein wesentlicher Aufbau derselbe bleibt, während die accessorischen Stoffwechselproducte nach der Nahrung und auch nach andern Umständen Differenzen bieten können.

2) In beliebter Weise wird bei solcher, unter Vernachlässigung des Physiologischen vorgenommenen Vergewaltigung des Organismus mit chemischen Beispielen argumentirt, die in mehr oder weniger anschliessender Form immer zu finden sind, sobald man tendenziös sucht und alle nicht passenden oder gar widersprechenden physiologischen Erfahrungen vernachlässigt und bei Seite schiebt. Es ist das eine Benutzung der an sich tiefsinnigen chemischen Erfahrungen und Formeln, welche lebhaft an eine Kartenlegerin erinnert, die ebenfalls aus jeder beliebigen Combination etwas für den Zweck Passendes herauszulesen versteht und sich den Anschein giebt, auch Dinge zu durchschauen, für deren wahre Präcisirung in Wirklichkeit die nöthigen Prämissen fehlen.

Ziel erreicht, einen Körper (oder eine bestimmte Molekel) von dem Augenblicke der Aufnahme ab bis dahin, wo er seine Schuldigkeit im Dienste des Organismus gethan, in der Gesammtheit aler Veränderungen und Wechselwirkungen verfolgen und allseitig in seiner Bedeutung für den Organismus verstehen zu können. Selbst in viel einfacheren Fragen fehlt die wünschenswerthe Aufhellung und es ist u. a. schon deshalb nicht allgemein zu sagen, warum dieser oder jener organische Körper der bessere Nährstoff ist, weil z. B. in der Gruppe der niederen Pilze specifische differente Verhältnisse und Bedürfnisse obwalten.

Es ist indess kein Grund, auf diese und anschliessende Fragen einzugehen und es genügt hier in energetischer Hinsicht darauf hinzuweisen, dass Verbrennungswärme und Nährwerth keineswegs parallel gehen, dass also z. B. die Glucose nicht deshalb eine bessere Pilznahrung als Weinsäure abgiebt, weil bei Oxydation einer gleichen Gewichtsmenge von Glucose ein grösseres Quantum chemischer Energie disponibel wird[1]. Wenn auch zur Realisirung voller Lebensthätigkeit Zertrümmerungen nothwendig sind, welche mit positiver Wärmetönung verlaufen, so kann doch ein Parallelismus zwischen dieser und dem Nährwerth oder allgemein dem physiologischen Leistungswerth nicht erwartet werden und die empirischen Erfahrungen liefern die Bestätigung dieser Erwartung.

Sachgemäss darf die Bedeutung eines Stoffes nicht von vornherein in Bethätigung in einer einzelnen Function gesucht werden, und wenn z. B. nur ein organischer Nährstoff zur Verfügung steht, so muss dieser ja das gesammte organische Material und den Ausgangspunkt für den Aufbau und das Getriebe des Organismus liefern. Wenn also die Bedeutung eines Stoffes und seiner Producte in Hinsicht auf eine Function oder einzelne Functionen discutirt wird, so muss man sich der Beschränktheit und Einseitigkeit dieses Standpunktes bewusst bleiben. Bedeutung können freilich auch solche Betrachtungen gewinnen, die indess an dieser Stelle nicht weiter auszuspinnen sind. Und mehr um ein Beispiel zu geben, sollen einige kurze Erwägungen über den Werth eines Stoffes in Bezug auf gleichzeitigen Gewinn von osmotischer und freier chemischer Energie angestellt werden.

---

1) Vgl. Naegeli, Botan. Mittheilungen Bd. III, 1881, p. 400.

Allgemein ist hierbei zu beachten, dass (p. 173) für Erzielung eines osmotischen Druckes (auf den wir uns hier beschränken) die Anhäufung löslicher Stoffe innerhalb der Zelle Bedingung ist, eine solche Leistung also z. B. bei sofortiger totaler Verbrennung von Stärke und Oel ganz unterbleibt. Da ferner die Summe der disponibel werdenden chemischen Energie nur von der Differenz der Verbrennungswärme der Ausgangs- und Endproducte abhängt, können mit Einschaltung löslicher Zwischenproducte, resp. osmotischer Energiepotentiale, die durch einen Stoff im Dienste des Organismus vermittelbaren Leistungen gesteigert werden.

Im obigen Sinne wird in gleichzeitiger Rücksichtnahme auf osmotische und chemische Energie im Allgemeinen der maximale Werth erreicht, wenn die Oxydationsproducte eines Stoffes, bei thunlichst geringer Verbrennungswärme, möglichst hohe osmotische Leistungsfähigkeit besitzen. Unter den verbreiteten pflanzlichen Nährstoffen kommt besonders dem fetten Oel (für die Gewichtseinheit) eine hohe Verbrennungswärme zu und demgemäss wird bei Oxydation von Oel zu Glucose oder Stärke chemische Energie in erheblicher Menge disponibel, während osmotische Leistung nur bei Production von Glucose eintritt[1]). Bei weiterer Verbrennung der Glucose zu Oxalsäure steigt der osmotische Druck auf das Dreifache, während wiederum zugleich eine ansehnliche Wärmetönung erzielt wird[2]). Beide Grössen fallen natürlich geringer aus, wenn die Oxydation Weinsäure, Aepfelsäure u. s. w. liefert. Doch wird mit solcher Verwandlung der Glucose immer noch gleichzeitig ein Gewinn an freier chemischer und osmotischer Energie erreicht und letztere kann, bei Production

1) In den Tabellen von STOHMANN (Zeitschrift f. physikal. Chem. 1890, Bd. 6, p. 336 ff.) ist für je 1 gr. Substanz folgende Wärmetönung verzeichnet: Olivenöl 9328 cal; Proteïnstoffe 5000—6000 cal, Dextrose 3692 cal, Stärke 4123 cal (1 cal = Erwärmung von 1 gr. Wasser von 0 auf 1° C.).

2) Der empirische Ausdruck ist: $C_6H_{12}O_6 + O_9 = 3(C_2H_2O_4) + 3H_2O$. Dabei würden, bei Vernachlässigung der Lösungswärme, entwickelt pro Grammmolekel: 664600 — (60200 × 3) = 484000 cal. Ueber relative osmotische Leistung von Glucose und Oxalsäure vgl. DE VRIES, Jahrb. f. wiss. Bot. 1874, Bd. XIV, p. 537. — Bei glatter Oxydation von 1 Molekel Glucose zu 1 Molekel Citronensäure würde die Wärmetönung = 204400 cal betragen, während die osmotische Leistung unverändert bleibt.

von Säuren, durch Bindung von hinzukommenden Basen noch weiter gesteigert werden.

Erscheint in solchem Sinne die Bildung von Säuren in Pflanzen nützlich und zweckentsprechend, so sind dieselben doch ebenso gewiss noch in anderer Weise im Organismus dienstbar, denn offenbar fällt u. a. organischen Säuren vielfach die Rolle zu, Basen zu binden, um z. B. anorganische Säuren zu Verarbeitungszwecken in Freiheit zu setzen[1]. Speciell die osmotisch wirksamste Oxalsäure ist in den meisten Pflanzen nicht als gelöstes Salz angehäuft, und falls solche Ansammlung nicht etwa wegen specifischer Giftwirkung vermieden ist, wird der angedeutete möglichst hohe gleichzeitige Gewinn an osmotischer und disponibler chemischer Energie in der Pflanze zumeist nicht angestrebt. Beiläufig mag bemerkt werden, dass nicht allen verbreiteten organischen Säuren (für die Gewichtseinheit) eine höhere osmotische Leistung als der Glucose zukommt, letztere vielmehr (entsprechend dem geringen Molekulargewicht) die Citronensäure übertrifft.

Für die ganze Sachlage ist aber wohl zu beachten, dass unter Umständen die Vermeidung einer zu ansehnlichen Ansammlung gelöster Stoffe physiologisch bedeutungsvoll ist, da durch zu grosse Ansammlung die Turgorkraft zu hoch gesteigert oder auch, mit Anhäufung der Producte, das Fortschreiten einer Reaction verzögert werden kann[2]. An dieser Stelle ist indess nicht auf diese und andere regulatorische Vorgänge einzugehen, von welchen die Turgorregulation bei Gelegenheit des Wachsthums noch zu besprechen sein wird. Ferner müssen das Wesen der osmotischen Vorgänge, sowie die Bedingungen, welche zur Veränderung der Druckwirkung führen, als bekannt vorausgesetzt werden[3]. So weit es sich hierbei um Variation des gelösten Stoffes handelt, ist aus den isosmotischen

---

1) Ueber die nach Umständen veränderte Production organischer Säuren vgl. WEHMER, Bot. Ztg. 1891, p. 233.

2) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge, 1889, p. 463 und die dort citirte Literatur. Ueber den hemmenden Einfluss der Producte auf Enzymwirkungen siehe ferner TAMMAN, Zeitschrift f. physikal. Chemie 1889, Bd. III, p. 32.

3) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 299 und die dort citirte Literatur.

Coefficienten leicht zu ersehen, welche Umlagerungen, Zersetzungen und Speicherungen ein Steigen oder Fallen der Turgorkraft veranlassen. In dieser Arbeit ist aber schon betont, wie und warum die osmotischen Leistungen unabhängig von chemischer Energie sind und dass zur Erzielung osmotischer Energie es nicht gerade der Transformation chemischer Energie bedarf.

So wenig wie die alleinige Kenntniss der Ausgangs- und Endproducte des Stoffwechsels vermag die alleinige Controle der Einfuhr und Ausgabe der Gesammtenergie oder einzelner Energiegrössen von der Art und Weise und der Mannigfaltigkeit der Umsetzungen im Getriebe des Organismus Kenntniss zu geben[1]. Uebrigens ist eine vollständige und tadellose Bestimmung des Gewinnes und Verlustes an Energie in der Pflanze keineswegs leicht. Denn wenn auch Gewinn und Verlust an chemischer Energie (nach aufgenommenen und ausgegebenen Stoffen) und strahlender Energie, sowie die Grösse der Aussenarbeit schliesslich bestimmbar sind, so stösst die specielle Präcisirung der auf Osmose, Oberflächenergie u. s. w. fallenden Energiewerthe auf verschiedene hier nicht weiter zu discutirende Schwierigkeiten. Beiläufig sei nur darauf hingewiesen, dass in Bezug auf diese Energieformen der Austritt eines total oxydirten Körpers einen Verlust an Energie bedeuten kann.

Zur Beurtheilung der Sachlage muss nochmals hervorgehoben werden, dass eine Summe von Leistungen in der Pflanze durch Energiepotentiale vermittelt wird, welche als Betriebskraft chemischer Energie nicht bedürfen, somit auch nicht der in der Pflanze aus chemischer Energie hervorgehenden Wärme. Denn eine Temperaturerhöhung ist keine Bedingung für osmotische u. s. w. Leistungen, und wenn mit diesen eine Transformation von Wärme verknüpft ist, geht letztere zu dem mit der Arbeitsleistung sich abkühlenden Systeme über und es ist natürlich gleichgültig, aus welcher Quelle diese Wärme entstammt (p. 170). Um den Wärmeconsum muss natürlich stets die positive Wärmetönung der Pflanze vermindert werden und es ist bekannt, dass die meisten Pflanzen bei ausreichender Transpiration

1) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge, 1889, p. 460.

tiefer temperirt sind als die Umgebung, von dieser aus also eine Zufuhr von Wärme erfahren.

Wie bei Gleichzeitigkeit der Athmung und Kohlensäureassimilation der Gasaustausch, so entspricht bei Gleichzeitigkeit von Wärme bildenden und consumirenden Processen die reale Wärmetönung der Resultante aus beiden gleichzeitigen aber von einander unabhängigen Vorgängen, die verschiedene relative Werthe und auch solche Werthe erreichen können, in welchen die äussere Zufuhr von Kohlensäure, resp. von Wärme überwiegt. Nicht aus der Zufuhr allein, sondern aus Berücksichtiguug der gleichzeitig in der Pflanze producirten Kohlensäure, resp. Wärme ergiebt sich der volle Werth der im Dienste der Pflanze transformirten Kohlensäure, resp. Wärme.

Bei überwiegendem Consum geht von der producirten Wärme (ebenso von Kohlensäure) nichts nach aussen verloren, es wird also ein vollständiger Nutzeffect erreicht. Dagegen tritt mit der Erhebung der Körpertemperatur über das umgebende Medium unvermeidlich ein Wärmeverlust ein, welcher im Allgemeinen mit der Temperaturdifferenz zunimmt. Weil aber die Pflanze subisotherm gedeihen kann (p. 171), ist es möglich, dass während der ganzen Entwicklung Wärme nicht verloren geht, wohl aber dauernd in dieser Form Energie von aussen zugeführt wird. Damit wird also auch indirect ein vollständiger Nutzeffect der in Wärme transformirten chemischen Energie erreicht, während man annimmt, dass im Menschen etwa 1/5, in der Dampfmaschine etwa 1/8 der aus chemischer Energie entspringenden Wärme in mechanische Arbeit umgesetzt wird[1]).

Gegenüber den Thieren ist der Betrieb der Pflanze auch darin ökonomischer, dass weniger und dazu vorwiegend total oxydirte Körper ausgegeben werden. Je nach Umständen gestaltet sich aber der ökonomische Coefficient verschieden und es genügt hier, in Bezug auf Wärme daran zu erinnern, dass mit Unterdrückung der Transpiration die zuvor negative Wärmetönung einen positiven Werth annimmt.

---

1) In der Erzielung der zumeist wenig erhöhten Körpertemperatur der Pflanze ist öfters, jedoch nicht immer, geringere Athmungsthätigkeit betheiligt, die aber z. B. bei Pilzen wesentlich ansehnlicher als beim Menschen sein kann (Pfeffer, Oxydationsvorgänge, 1889, p. 476). Es ist übrigens nicht nöthig hier zu erörtern, welche Umstände (grosse Oberfläche, Transpiration u. s. w.) für die reale Körpertemperatur der Pflanze in Betracht kommen.

Da die in der Pflanze producirte Wärme wesentlich aus chemischer Energie stammt, andererseits bei Leistungen durch osmotische Energie u. s. w. im Allgemeinen eine äquivalente Wärmemenge in Arbeit umgesetzt wird[1]), so folgt aus der positiven Wärmetönung, dass der Gesammtwerth aller solcher Arbeitsleistungen geringer ist, als die Summe der disponibel werdenden und in Wärme transformirten chemischen Energie. Damit ist aber natürlich eine tiefere Einsicht in das ganze Getriebe nicht gewonnen. Denn das, worauf es ankommt, die Art und Weise, wie Wärme in mechanische Arbeit transformirt wird, bleibt völlig unbestimmt und ebenso ist aus den Wärmewerthen nicht zu entnehmen, ob überhaupt und in wie weit chemische Energie direct zu mechanischen Leistungen ausgenutzt wurde.

Mit diesen Auseinandersetzungen ist die Bedeutung calorimetrischer Untersuchungen für physiologisch-energetische Fragen charakterisirt. Durch jene wird im günstigsten Falle ermittelt, welche Wärmemenge in mechanische oder andere Leistungen transformirt wurde. Dieses Ziel würde erreicht sein, wenn, neben der real producirten Wärmemenge, auch diejenige bekannt wäre, welche ohne Transformation in mechanische u. s. w. Leistungen hätte entstehen müssen. Der empirischen Erfüllung dieser Forderungen stehen indess grosse Schwierigkeiten im Wege und bis dahin ist es nicht gelungen, auf solchem Wege das Wärmeäquivalent der Summe der fraglichen Leistungen genügend zu präcisiren und damit ein an sich wichtiges Factum festzustellen.

Sehr anzuerkennen sind deshalb doch die Untersuchungen RODEWALD's[2]), in welchen die real gemessene Wärmeproduction mit

---

1) Hieran wird natürlich nichts geändert, wenn in dem osmotischen Vorgang ausserdem durch Verdünnung der Lösung u. s. w. eine positive oder negative Wärmetönung herbeigeführt wird.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. XIX, p. 291 und ebenda 1887, Bd. XVIII, p. 342. — Hier sind auch die Umstände erörtert, welche es bedingen, dass eine grosse Genauigkeit nicht erreichbar ist. Auf eine Fehlerquelle, die RODEWALD nicht bekannt sein konnte, mag hier beiläufig aufmerksam gemacht werden. Da nach Verletzungen die Athmungsthätigkeit, also voraussichtlich auch die Wärmeproduction und wahrscheinlich vorwiegend in der Nähe der Verletzungsstelle steigt, so dürften die eingestossenen Thermonadeln eine in Bezug auf den ganzen Körper etwas erhöhte Temperatur anzeigen. — Ueber Athmung nach Verletzungen vgl. STICH, Flora 1891, p. 15.

derjenigen verglichen wurde, welche nach einer Calculation gleichzeitig speciell aus der Athmungsthätigkeit zu erwarten war. Ein grosser und genügender Grad von Genauigkeit konnte indess der Natur der Sache nach in diesen Untersuchungen nicht erreicht werden, aus welchen indess so viel zu entnehmen ist, dass die in dem Athmungsprocess disponibel werdende Energie wesentlich in Wärme transformirt wird. Bei solcher Annäherung ist indess die Verwendung einer gewissen Wärmemenge für andere Verwandlungen nicht ausgeschlossen, und da einer Calorie (Erwärmung von 1 gr. Wasser um 1° C.) eine Arbeit von 42 350 Grammcentimeter entspricht, so wird schon durch ein kleines Wärmequantum eine ansehnliche mechanische Leistung vollbracht.

IV. Einführung von Energie in die Pflanze.

Lebensthätigkeit und Fortkommen des Organismus sind in gleicher Weise an den Gewinn und den Umsatz von Materie und von Energie gekettet. Letztere wird zum grössten Theil mit der Nahrung eingeführt, von welcher immer nur ein Theil zu bleibenden Bausteinen verwandt wird, während ein anderer und oft der grössere Theil, in tiefgreifenden Zertrümmerungen, unter Freiwerden chemischer Energie, zu einer durchaus unerlässlichen Quelle von Betriebskraft für den Organismus zu dienen hat. Doch wie nicht alle Leistungen direct durch chemische Energie betrieben werden, wurde auch schon dargethan, dass dem Organismus in anderer als chemischer Form Energie von aussen zugeführt werden kann. Da aber die verschiedenen Mittel, durch welche Energie von aussen für den Organismus gewonnen wird, nicht mit Rücksicht auf diese Frage behandelt wurden, so soll hier eine kurze zusammenfassende Besprechung nachgeholt werden.

Mit der Unentbehrlichkeit des Stoffwechsels ist auch die Nothwendigkeit des chemischen Energiewechsels ausgesprochen. Zu diesem Zwecke müssen geeignete Materialien an die Stätten des Wirkens und der Verarbeitung gelangen, während es hierfür logischer Weise ohne Belang ist, durch welche vorausgehenden Mittel und Wege diesem Zwecke genügt wird, auf welche Weise also der Organismus seine Nahrung gewinnt. Thatsächlich haben u. a. auch der von aussen in einen Schimmelpilz eingeführte und der in einer grünen Pflanze im Chlorophyllapparat erzeugte Zucker für die Ver-

wendung als Nahrung principiell dieselbe Bedeutung. Mit der Production in eigener Fabrik wird aber naturgemässer der Bezug dieser oder äquivalenter organischer Nahrung unnöthig gemacht.

In diesem für den ganzen Naturhaushalt so überaus bedeutungsvollen Productionsprocesse im Chlorophyllapparate ist in ernährungsphysiologischer Hinsicht nur ein besonderer Modus der Einführung und des Gewinnes organischer Nahrung gegeben[1]. In der Verwendung und der Bedeutung der Nahrung aber besteht kein principieller Unterschied zwischen chlorophyllführenden und chlorophyllfreien Vegetabilien und ebenso nicht zwischen Pflanzen und Thieren. Wenn dem entgegen in nicht botanischen Schriften gelegentlich immer wieder ein principieller Unterschied zwischen Pflanzen und Thieren proclamirt wird[2], so entspringt dieser einer scharf zu tadelnden Begriffsverwirrung hinsichtlich des Gewinnes und der Verwerthung der Nahrung in dem Stoffwechsel, welcher letztere dem Wesen der Sache nach in beiden Reihen in gleichem Sinne und in gleicher Bedeutung thätig und nothwendig ist. Auch ist ja das grosse Heer chlorophyllfreier Pflanzen, in gleicher Weise wie die Thiere, auf den Bezug der organischen Nahrung von aussen angewiesen, in den grünen Pflanzen aber spielt sich ebenso und ununterbrochen der aufbauende und betreibende Stoffwechsel ab, während mit dem besondern Apparat eine neue, nur auf Einfuhr und Gewinn organischer Nahrung berechnete Thätigkeit hinzukommt. Mit gleichem Rechte wie für grüne Pflanzen könnte man auch eine besondere Stoffwechselthätigkeit für den Zuckerfabrikanten fordern, welcher diese organische Nahrung aus eigener Fabrik und nicht wie andere Sterbliche aus zweiter, dritter oder sechster Hand bezieht.

Die Pflanzen versorgen sich eben in verschiedener Weise mit der nöthigen organischen Nahrung und es fehlt auch nicht an Vegetabilien, welche gleichzeitig auf den beiden angedeuteten Wegen Nahrung gewinnen oder gewinnen können. Auch wird in Bezug auf den allgemeinen Stoffwechsel die Sachlage nicht verschoben, wenn das Ziel, die Gewinnung geeigneter Nahrung, noch auf andere Weise erreicht wird, wenn also z. B. durch andere als leuchtende Strahlen,

---

1) Vgl. auch PFEFFER, Physiologie, Bd. I, p. 180.

2) Vgl. z. B. LANDOIS, Physiologie des Menschen, 1891, VII. Aufl., p. 13.

durch elektrische oder chemische Energie geeignete organische Körper aus einfacheren Verbindungen erzeugt werden sollten. Ebenso ist es principiell ohne Bedeutung, ob in solcher oder anderer Production der Chlorophyllapparat mitwirkt und ob Kohlensäure und Wasser oder ob andere Stoffe den Ausgangspunkt bilden.

Thatsächlich wird nach Engelmann[1]) in chlorophyllfreien Purpurbacterien organische Substanz durch dunkle Wärmestrahlen erzeugt. Eine derartige Production durch elektrische Energie ist bis dahin für die Pflanzen nicht nachgewiesen, doch können bekanntlich ausserhalb des Organismus in verschiedener Weise Körper mit höherem chemischen Energieinhalt vermittelst elektrischer Energie aufgebaut werden. Durch Aufwand chemischer Energie gehen aber thatsächlich, und sicher in mannigfacher Weise, aus den in Reaction tretenden Körpern einzelne Producte von höherem Verbrennungswerth, also mit Vermehrung chemischer Energie in der Gewichtseinheit, hervor. Und für das Wesen der Processe dieser Art ist es wiederum ohne principielle Bedeutung, ob die aufgewendete chemische Energie aus anorganischen oder organischen Körpern stammt und ob in den Reactionen ein grösseres oder kleineres Quantum chemischer Energie transformirt wird. Die auf solche Weise erzielte Production organischer Nahrung in Salpeterbacterien wird noch speciell beleuchtet werden.

Bei der Kohlensäureassimilation im Chlorophyllapparate wird in diesem synthetischen Processe durch Lichtstrahlen die Production organischer Substanz und somit die Hebung der Ausgangsstoffe auf höheren chemischen Energieinhalt besorgt. Alle auf den Stoffwechsel gebauten Leistungen (einschliesslich Wärmetönung u. s. w.) führen sich also in weitestgehendem Rückverfolg auf die strahlende Energie der Sonne zurück, auf welche überhaupt die Erhaltung des organischen Getriebes im ewigen Kreislauf auf unserm Planeten basirt ist. Für diese allgemeine Betrachtung ist es unwesentlich, welche Strahlengattungen in chemische Energie umgesetzt werden[2]) und es

---

1) Botan. Zeitung 1888, p. 694.

2) Es ist übrigens noch nicht in aller Strenge entschieden, ob die rothen, gelben u. a. die Kohlensäureassimilation veranlassenden Strahlen auch die gesammte im Processe nöthige Arbeit leisten oder ob dieselben auslösend oder formal bedingend sind und Transformation dunkler Wärmestrahlen in chemische Energie eine Rolle mitspielt.

bedarf hier nicht einer näheren Discussion der Mittel und Wege, durch welche speciell im Chloropyllapparat, oder überhaupt, die Transformation strahlender Energie herbeigeführt werden kann. Es genügt deshalb in physikalischer Hinsicht der einfache Hinweis, dass zwar die Sonnenstrahlen von einem höher temperirten Körper ausgehen, dass ein solcher Ursprung aber keine Bedingung für den Umsatz der strahlenden Energie in absorbirenden Körpern ist. Denn bekanntlich werden auch Strahlen, welche z. B. durch Chemiluminescenz, von einem für das Thermometer kälteren Körper ausgesendet werden, in dem geeigneten Medium absorbirt und würden auch im Chlorophyllapparat wirksam sein, während zugleich von diesem wärmeren Körper Strahlen anderer Wellenlänge nach aussen übergehen (vgl. auch p. 191).

Jedoch kann Wärme ohne zuvorige Transformation in chemische Energie zu Leistungen in der Pflanze nutzbar gemacht werden und sobald (wie zumeist bei ausreichender Transpiration) die Pflanze tiefer temperirt ist als die Umgebung, ist sogar Zufuhr der Wärme von aussen und deren Verwendung im Dienste des Organismus gesichert. Ueberhaupt ist ja nicht nur die Transpiration, sondern sind auch Leistungen durch osmotische, Oberflächen-Energie u. s. w., an sich unabhängig von chemischer Energie und diese ist keine Bedingung für Transformation von Wärme in Arbeit durch derartige Energiepotentiale. Für alle diese Vorgänge wird also ebenso die zu transformirende Wärme von aussen bezogen werden können und nicht die Wärmeproduction durch chemischen Umsatz ist eine primäre Bedingung für den Betrieb solcher Leistungen. In diesen wird eben jede beliebige Wärme transformirt und wenn die Wärmeproduction ganz ausbliebe, würden dieserhalb solche Leistungen fortdauern und durch mit ihrer Realisirung verknüpfte Abkühlung eine Energiezufuhr durch dauernde Importation der Wärme von aussen herbeiführen, während bei hyperisothermem Zustand ein Wärmeverlust unvermeidlich ist.

Natürlich wird auch durch eine Steigerung der Aussentemperatur eine Erhöhung der Körpertemperatur und damit des Energieinhaltes der Pflanze herbeigeführt. Doch ist es für unsere Zwecke unnöthig zu beleuchten, in welchem Sinne dadurch (resp. durch Abkühlung) die Thätigkeiten der Pflanze in formaler oder auch auslösender

Weise modificirt oder veranlasst werden (vgl. p. 172). Auch genügt es daran zu erinnern, dass auch durch Druck- und Zugwirkungen Leistungen in der Pflanze vollbracht und Energiepotentiale von aussen in dieselbe eingeführt werden können.

Diese Betrachtungen ergeben also wiederum, dass Energie hauptsächlich durch die Nahrung in die Pflanze eingeführt wird, denn auf Nahrungszufuhr läuft auch in der Kohlensäureassimilation die Verwandlung strahlender Energie in chemische Energie hinaus. Und in der That ist schon der im Stoffwechsel disponibel werdende Theil der gewonnenen chemischen Energie so ansehnlich, dass der in Wärme transformirte Antheil eine Erwärmung des ganzen Organismus und damit einen Wärmeverlust nach aussen veranlasst, sofern nicht genügende Transpiration compensirend wirkt. Damit ist aber, wie schon betont wurde, ganz offen gelassen, in wie weit im Organismus Leistungen direct durch chemische Energie betrieben werden und nach der Transformation der letzteren in Wärme kann überhaupt chemische Energie nicht mehr die nächste Quelle der Betriebskraft sein. In der That wird aber in der Pflanze vielfach, und auch für wichtige Leistungen, eine Transformation der Wärme in Arbeit durch besondere Einrichtungen (Energiepotentiale) erreicht.

Um das zum Betriebe Nöthige erlangen und verwenden zu können, bedarf es natürlich in jedem Falle eines Aufwandes von Seite der Pflanzen. Denn ein solcher wird schon durch den Aufbau und somit ebenso durch die Bildung des Chlorophyllapparates, wie durch die Ausbreitung der nahrungaufnehmenden Wurzeln bedingt. Doch mag der Energieaufwand speciell zur Erlangung der Nahrung im Allgemeinen ansehnlicher sein, wenn, wie bei der Mehrzahl der Thiere, freie Ortsbewegung zum Aufsuchen und Einfangen der Nahrung nutzbar gemacht wird. Auch bringt es die Ausscheidung fester und flüssiger Excremente mit sich, dass bei animalischer Ernährungsweise ein grösserer Theil der eingeführten Energie nach aussen verloren geht und mit Warmblütigkeit wird der Energieverlust nach aussen noch weiter gesteigert.

Ist der Stoffwechsel im Allgemeinen mit Verlust an chemischer Energie verknüpft, so gehen doch in ihm auch Producte hervor, in welchen die chemische Energie (in der Gewichtsmenge) zunahm, indem

chemische Energie aus einem andern Systeme übertragen wurde (p. 178). Solche Operationen, auf welche wir hier nochmals zurückkommen müssen, spielen in der That im Organismus vielfach eine Rolle und zu ihnen zählen ebenso alle synthetischen Processe, sofern das Product in besagtem Sinne auf höheres energetisches Niveau gehoben wird.

Ein solches Ziel ist natürlich in sehr verschiedenen Reactionen erreichbar, doch wird durch diese Mannigfaltigkeit das Wesen der Sache nicht berührt und in principieller Hinsicht macht es z. B. nichts aus, ob die Reaction mit oder ohne Eingriff der Athmung verläuft, ob die zu übertragende chemische Energie aus anorganischen oder organischen Körpern stammt und ob die Hebung auf höheres chemisches Niveau organische oder anorganische Körper betrifft. In letzterem Falle würde auch ein organischer Körper das Product sein können und so gut wie solche Synthesen in chemischen Operationen auf Kosten chemischer Energie erreichbar sind, kann ein analoger Vorgang nichts Ueberraschendes haben. Falls dabei in concreten Fällen Kohlensäure und Wasser den Ausgangspunkt bilden, würde also an Stelle der strahlenden Energie (des Lichtes) chemische Energie die Betriebskraft für die Synthese organischer Substanz liefern. Doch muss dann die Bildung nicht an den Chlorophyllapparat gekettet sein, und sobald dieser nicht dabei betheiligt ist, wäre es ganz sinnlos, von einer Chlorophyllfunction ohne Chlorophyll zu reden, wie das mit Rücksicht auf die Salpeterbacterien von HÜPPE[1]) geschah.

Die soeben genannten Salpeterbacterien vermögen nun in der That, wie von WINOGRADSKY[2]) erwiesen wurde, die zu ihrem Aufbau und Leben nöthige organische Substanz zu produciren, wenn ihnen neben andern anorganischen Salzen nur Ammoncarbonat zur Verfügung steht. Durch Oxydation dieses zu Nitrit und Nitrat wird chemische Energie disponibel, von welcher ein kleiner Theil die Synthese der organischen Nährsubstanz vermittelt. Ob nun in diesem Processe etwa Ammoncarbonat zunächst zu Harnstoff condensirt wird oder ob die organische Nahrung in anderer Weise entsteht, das ist natürlich

1) Chem. Centralblatt 1887, p. 1512. Das Unlogische dieser Auffassung ist übrigens schon von WINOGRADSKY hervorgehoben (Rech. s. l. organism. d. l. nitrification, 1890, 2. mém. p. 10 u. 18).

2) Récherch. s. l. organism. d. l. nitrification. I—V. Abhdlg. 1890—1891. Separat aus Annal. d. l'institut Pasteur.

für die nähere Aufhellung des Vorganges sehr wichtig, ändert aber an dem von uns hier ins Auge gefassten Princip nichts.

Nach Winogradsky's[1]) Beobachtungen ist es möglich, dass in analoger Weise die Schwefelbacterien vermöge der Oxydation von Schwefel oder Schwefelwasserstoff, die Eisenbacterien unter Oxydation von Eisenoxydul organische Substanz produciren. Und wenn auch die Zukunft vielleicht noch mannigfach verschiedene Vorgänge dieser Art kennen lehrt, so verlieren diese doch alles Exceptionelle, sobald man nur beachtet, dass es sich dabei immer nur um Synthesen unter Aufwand chemischer Energie handelt. In diese Kategorie gehören, wie bemerkt, auch diejenigen Vorgänge, in welchen es sich um entsprechende Verwandlung organischer Körper dreht oder in welchen nur einer der reagirenden Körper anorganischer Natur ist. In letzterem Sinne kann man die Synthese der Proteïnstoffe unter Verwendung von Ammoniak als Stickstoffquelle betrachten und ebenso die Nutzbarmachung des freien Stickstoffes in gewissen Pflanzen. Voraussichtlich wird auch in Processen dieser Art der Regel nach nur ein Theil der disponiblen chemischen Energie zur Arbeitsleistung in der Synthese dienen, ein anderer Theil aber als Wärme oder in anderer Energieform auftreten.

Indem aber z. B. die Salpeterbacterien dauernde Zufuhr von Sauerstoff und von Ammoncarbonat zu ihrem Gedeihen fordern, ist die Fortdauer ihrer Entstehungsbedingungen doch wieder von der Production organischer Substanz durch die strahlende Energie der Sonne abhängig. Denn durch diese wird der Sauerstoff immer wieder regenerirt und die Reduction von Nitraten zu Ammoniak wird im Naturhaushalt im Allgemeinen durch organische Substanz direct oder indirect vermittelt. So führt sich also die für das Getriebe solcher Salpeterbacterien nöthige chemische Energie in letzter Instanz auf die durch die strahlende Energie der Sonne im Chlorophyllapparate (oder eventuell auch in anderer Weise) vermittelte Erzeugung organischer Substanz zurück. Dieser Quelle entstammt überhaupt die organische Nahrung und die im Betriebe umgesetzte chemische Energie in chlorophyllfreien Pflanzen und Thieren, gleichviel ob die Nahrung direct aus grünen Pflanzen oder auf weiten Umwegen bezogen oder bereitet

1) l. c., II. Abhdlg. p. 19.

wird. Und auf Kosten der mit der Nahrung gewonnenen chemischen Energie sind, wie schon betont wurde, synthetische Processe auch da im Spiele, wo es sich nicht gerade um Ueberführung anorganischer Körper in organische Substanzen handelt.

Ohne die dauernde Zufuhr strahlender Energie der Sonne, die wahrscheinlich chemischen Vorgängen entspringt, wäre überhaupt lebendiges Treiben auf unserm Planeten unmöglich. Von dieser Sonnenenergie hängt ebensowohl die genügende Temperatur auf der Erde ab, wie die dauernde Rückbildung organischer Substanz und damit der Gewinn an chemischer Energie im ewigen Kreislauf. Und dieser Sonnenenergie verdankt ebenso die Industrie im Feuer und im Wasserfall ihre Betriebskräfte, denn auch von jener hängen im Wesentlichen die Bedingungen ab, welche Verdampfung von Wasser und dessen Verdichtung in höherem Niveau auf unserer Erde herbeiführen[1]).

V. Rückblick.

Ergiebt sich aus unseren Betrachtungen, dass die Betriebskraft für bestimmte Einzelleistungen nicht durch Verwandlung chemischer Energie gewonnen wird, so ist doch, wie wiederholt betont, chemischer Umsatz, also chemischer Energiewechsel stets nothwendig, um das Gesammtgetriebe im Organismus zu ermöglichen. Denn von chemischem Umsatz hängt schon die Production der nöthigen Baustoffe, somit die Möglichkeit des Aufbaues des Organismus ab und so kann man wohl den chemischen Energiewechsel als erste und vornehmste Bedingung für das Wachsen und die Thätigkeit des Organismus betrachten. Doch darf man nicht vergessen, dass der Aufbau und das Getriebe sich als Resultante aus dem mannigfachsten Zusammengreifen verschiedener Factoren ergiebt und unter diesen nicht nur chemischer, sondern auch anderweitiger Energiewechsel leistend und betreibend mit eingreift.

Thatsächlich fehlt aber ein zureichender Einblick in den Zu-

1) In Ebbe und Fluth wird bekanntlich in anderer Weise eine in der Industrie noch nicht ausgenutzte Wasserkraft gewonnen.

sammenhang und die Causalität des Getriebes, um das Zusammengreifen der verschiedenen näheren und ferneren Betriebskräfte voll verstehen zu können, und so lässt sich sehr gewöhnlich schon in einzelnen Vorgängen nicht beurtheilen, in welcher Weise der chemische Energiewechsel entscheidend und mithelfend eingreift. Voraussichtlich kommt hier nicht allein der real producirte Körper in Betracht, sei es dass seine Molekeln sich irgendwo vermöge ihrer Affinitäten als Bausteine angliedern oder in irgend einer Weise für auslösende oder mechanische Actionen dienstbar gemacht werden, vielmehr haben wir guten Grund zu vermuthen, dass die im Umsatz disponibel werdende chemische Energie auch direct zu mechanischen und anderweitigen Operationen Verwendung im Dienste des Organismus findet. Ich habe hier also andere Leistungen im Sinne, als die so überaus wichtigen chemischen Umlagerungen, welche in der Production bestimmter Körper ihr Ziel finden. Natürlich ist hierbei ebenfalls chemischer Energiewechsel mit oder ohne Verlust im Systeme im Spiele und es finden auch Reactionen statt, welche auf Kosten des Verlustes von chemischer Energie in einem Systeme zur Bildung von Körpern mit höherem chemischen Energieinhalt führen.

Sehr zu beachten ist aber, dass sich ausschliesslich in bestimmten Einzelfunctionen die nächste Betriebskraft auf osmotische, Oberflächen- oder Ausscheidungs-Energie zurückführen lässt. Möglich ist dieses aber nur, indem der lebendige Apparat als gegeben hingenommen wird und nur in dieser Voraussetzung ist Auftreten oder Verschwinden von Stoffen, also überhaupt ein bestimmter chemischer Umsatz, als Mittel und Zweck für Schaffung anderweitiger leistungsfähiger Energiepotentiale verständlich.

Jede weitere Zergliederung führt aber sogleich auf causal unklare Verhältnisse und somit ist es auch unmöglich zu sagen, ob von der Summe speciell aller mechanischen Leistungen im Gesammtgetriebe der grössere Antheil auf Betrieb durch chemische oder andere Energie fällt. Erwägt man dazu, dass gerade Einzelleistungen durch osmotische, Oberflächen-Energie u. s. w. aus verschiedenen Gründen durchsichtig vor uns liegen, so wird man um so mehr gemahnt, diese an sich sehr wichtigen Factoren in ihrer Bedeutung für andere mechanische Leistungen nicht zu überschätzen. Mit nochmaliger Betonung dieser Sachlage möchte ich hervorheben, dass ich die Quellen

der Betriebskraft keineswegs einseitig auffasse, wenn auch naturgemäss die causal durchsichtigeren mechanischen Leistungen durch Osmose, Oberflächenenergie u. s. w. in unseren Betrachtungen vielfach in den Vordergrund treten mussten.

Für Leistungen durch Osmose, Oberflächenenergie, Ausscheidungskraft ist ohne Weiteres klar, dass die Betriebskraft selbst zwar nicht chemischer Energie entstammt, die chemischen Vorgänge aber in verschiedener Weise Bedingung für Gewinn leistungsfähiger Energiepotentiale sind und sein können. Bei solcher Beziehung ist ein äquivalentes Energieverhältniss zwischen der aufgewandten chemischen Energie und den Leistungen durch die genannten Energiepotentiale nicht nothwendig, durch deren Vermittlung u. a. auch Wärme in Arbeit übergeführt werden kann. Dagegen ist ein Steigen und Fallen des chemischen Umsatzes mit den Leistungen wohl verständlich und unter Umständen (z. B. wenn es auf die Stoffmenge ankommt) sogar nothwendig, mag nun der Act des Stoffwechsels oder ein Product dieses in formaler Hinsicht oder als auslösendes Agens für die Leistungen durch die erwähnten Energiepotentiale in Betracht kommen[1]).

Das Gesagte gilt ebenso für den Athmungsvorgang, welcher ja nur ein bestimmter Stoffwechselprocess ist, der oft, jedoch mit Unrecht, als die Quelle aller Betriebsenergie im Organismus angesprochen wurde, ohne dass die Mittel zur Verwandlung der chemischen Energie in Arbeit jemals eine nähere Beleuchtung fanden. Uebrigens wurde in dieser Abhandlung mehrfach hervorgehoben, wie und warum die durch die Verbrennungswärme bemessbare chemische Energie keinen Maassstab für die Leistungsfähigkeit eines Stoffes im Organismus giebt und dass ohne Aenderung des chemischen Energieinhaltes sowohl durch oxydable, als auch total verbrannte Körper mechanische Leistungen im Organismus vollbracht werden können.

Wird thatsächlich im Athmungsprocess ein erhebliches Quantum chemischer Energie disponibel, so ist hieraus natürlich nicht eine Verwandlung in Arbeit zu folgern und u. a. wäre eine vollständige Transformation in Wärme möglich. Die einmal gebildete Wärme hat aber für die wesentlich isotherm sich erhaltende Pflanze die gleiche Bedeutung wie die von aussen zugeführte Wärme, und einer Production

1) Vgl. auch PFEFFER, Physiologie, Bd. I, p. 4.

von Wärme innerhalb der Pflanze bedarf es nicht, um eine Ueberführung dieser Energieform in Arbeit durch osmotische oder andere Energiepotentiale zu erreichen. Es ist überhaupt nicht bekannt (wenn wir von Wasserdampfausgabe im dampfgesättigten Raume absehen), dass eine Erhöhung der Körpertemperatur über die Umgebung eine Bedingung ist, um im Dienste der Pflanze Wärme in Arbeit zu verwandeln.

Sehr wohl aber kann die in der Athmung disponibel gemachte Energie den mechanischen Werth aller übrigen Leistungen zusammengenommen übertreffen und ein solches Verhältniss ist sogar wahrscheinlich, wenn durch die Athmung die Körpertemperatur über die Umgebung gesteigert und demgemäss ein Wärmeverlust nach aussen herbeigeführt wird. Mit dem Verlust an chemischer Energie wird selbstverständlich nicht der gesammte chemische Energiewechsel und dessen physiologische Bedeutung gekennzeichnet. Denn bedeutungsvoll können auch Reactionen sein, welche thermoneutral verlaufen oder in denen eine Uebertragung chemischer Energie stattfindet. Letzteres dürfte in der That in physiologischen Vorgängen vielfach zutreffen, etwa indem auf Kosten des Verlustes an chemischer Energie in einem Systeme ein Stoff mit höherem chemischen Energieinhalt erzeugt wird, und in der Erzielung solcher Reactionen kann eine Wärmetönung, d. h. ein gleichzeitiger Verlust an chemischer Energie, sehr wohl von Bedeutung sein.

Jedenfalls giebt eine summarische Bestimmung der physiologischen Wärmetönung, auch wenn zugleich der Energieverlust in der Athmung vergleichend herbeigezogen wird, kein tieferes Bild des Energiewechsels und der Ursache der Leistungen in der Pflanze. Denn so gut wie bei Gleichzeitigkeit von Athmung und Kohlensäurezersetzung kommt in der Wärmetönung nur die Resultante verschiedener Vorgänge zum Ausdruck und nur mit der Zergliederung und dem Auseinanderhalten der Componenten ist ein causales Verständniss der Wärmetönung und allgemein der Ursachen und des Ursprunges der Betriebsenergie in der Pflanze möglich.

B. Specieller Theil.

VI. Leistungen in Wachsthums- und Bewegungsvorgängen.

Ein gewisses Eingehen auf bestimmte vitale Vorgänge dürfte wohl geeignet sein, um den im Allgemeinen gekennzeichneten Zusammenhang zwischen Stoffwechsel und mechanischer Leistung in mancher Hinsicht durchsichtiger hervortreten zu lassen. Sachgemäss aber kann die Discussion nur so weit geführt werden, als es für unsere Zwecke dienlich ist und für diese kommt es weniger darauf an, die empirisch gewonnene Einsicht in einem Einzelfall zu präcisiren, als den erwähnten Zusammenhang unter den verschiedenen möglichen näheren Constellationen darzuthun. Ein solches Vorgehen ist für uns um so mehr geboten, als es zumeist noch nicht gelungen ist, eine Leistung in lückenloser Weise in den Complex bewirkender Ursachen zu zergliedern.

In besagtem Sinne soll hier zunächst und hauptsächlich an die allgemeine Mechanik von Wachsthums- und Bewegungsvorgängen der Gewebe und der Zelle angeknüpft werden, um also die nächsten und allgemeinsten Mittel zur Erzielung solcher Leistungen zu kennzeichnen. Sachgemäss halten wir uns nur an die von der Lebensthätigkeit abhängigen Actionen, lassen also diejenigen Bewegungen ausser Acht, welche sich in abgestorbenen Pflanzentheilen durch hygroskopische oder andere Eigenschaften vollziehen und ebenfalls von Nutzen für die Pflanze sein können[1]). Unserem Zwecke gemäss wird natürlich von allen individuellen Besonderheiten abstrahirt und mit dem Stoffwechsel (einschliesslich der Athmung), ohne weiteres Eingehen auf die Causalität dieses, nur als Thatsache gerechnet.

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol. Bd. II, p. 279.

Da wir, unter Vernachlässigung aller Besonderheiten, nur die allgemeinsten und fundamentalen Bedingungen der Mechanik von Wachsthums- und Bewegungsvorgängen berücksichtigen, können wir allen unsern Betrachtungen eine einzelne von Zellhaut umkleidete Zelle zu Grunde legen. Denn Wachsthum und Bewegung spielt sich auch im einzelligen Organismus ab und in Geweben ist ebenso immer die active Thätigkeit einzelner Zellen Bedingung für ein Geschehen, so sehr auch der Erfolg von einfacher oder verwickelter Beeinflussung der mit einander vereinigten Elemente abhängen mag.

Wir erinnern nochmals daran, dass jede active Thätigkeit in der und durch die Zelle einen Energiewechsel innerhalb der Zelle erfordert, dass ferner eine jede Bewegung (Dimensionsänderung) mit oder ohne Wachsthum mit einer positiven oder negativen Arbeitsleistung zur Ueberwindung innerer und äusserer Widerstände verknüpft ist. Die unvermeidliche Innenarbeit ist, worauf ebenfalls schon hingewiesen wurde, zwar zumeist nicht sicher bemessbar, erreicht aber unter Umständen sehr hohe Werthe. Auch die mechanische Aussenleistung kann ansehnlich werden, ist aber in ihrem Werthe, je nach den gebotenen Widerständen, in weiten Grenzen veränderlich, denn sie steigt z. B. sehr erheblich, wenn ein zuvor in die Luft wachsender Pflanzentheil fernerhin einen grösseren Widerstand zu überwinden hat (vgl. p. 160).

Die nach Maass und Zahl bemessbare nach aussen gerichtete Leistung hat ebenfalls in vielfacher Hinsicht Interesse und gewährt unter Umständen Rückschlüsse auf die in der Zelle wirkenden Energiequellen. Wir werden auf die Aussenleistungen noch vielfach Rücksicht zu nehmen und auch darzulegen haben, wie und wodurch eine wachsende Zelle eine je nach Umständen verschiedene Aussenleistung zu vollbringen vermag. Uebrigens ist nicht zu vergessen (vgl. p. 160), dass Aussen- und Innenarbeit nicht scharf zu trennen sind, da z. B. für eine einzelne Zelle die umgebenden Elementarorgane Aussenwelt sind und im Gewebeverband sich die Vergrösserungsbestrebungen der Zelle im positiven und negativen Sinne beeinflussen.

Eine Zelle ist aber bekanntlich ein gegliederter Organismus, in welchem u. a. die grössere Festigkeit besitzende Zellhaut dem Turgordruck des Inhaltes entgegenzuwirken hat. Diese Turgorkraft wird durch die osmotische Leistung der gelösten Stoffe herbeigeführt, denn in den

hier ins Auge gefassten Zellen hat der Plasmakörper einen zähflüssigen Aggregatzustand, also eine geringe Cohäsion, die nicht solche Widerstände und Druckwirkungen zu erzielen vermag, welche gegenüber der oft sehr ansehnlichen osmotischen Energie ins Gewicht fallen. Hinsichtlich der Begründung des hier Gesagten verweise ich auf eine frühere Behandlung dieses Themas[1]) und bemerke nur noch, dass unsere allgemeinen Betrachtungen nicht davon berührt werden, wenn in der Turgorkraft[2]) noch andere Momente als die osmotische Leistung mitwirken sollten.

Von der wirksamen Turgorkraft allein geht also die mechanische Druck- und Zugkraft aus, welche die Zellhaut von dem umschlossenen Inhalt aus erfährt. Die in Richtung der Fläche der Zellhaut wirksame Kraft wird demgemäss durch die entsprechenden tangentialen Componenten der Turgorkraft bemessen. Dieser wirksamen Zugkraft entsprechend erfährt die Zellhaut bis zur Erzielung gleicher Gegenwirkung eine je nach Dicke und Elasticitätsverhältnissen verschieden grosse Flächendehnung (Verlängerung), auf welche, wie auf das Flächenwachsthum der Haut, wir in Folgendem unser Augenmerk zu richten haben.

Durch geeignete äussere Gegenwirkung kann natürlich diese Turgordehnung der Zellhaut theilweise oder ganz aufgehoben werden. Denn lässt man gegen eine dünnwandige turgescente Zelle allseitig von aussen einen Druck wirken, so wird, sobald dieser die Turgorkraft äquilibrirt, die Turgorspannung der Zellhaut eliminirt; die volle Turgorkraft wird jetzt von der comprimirenden Umhüllung getragen. In solcher Erwägung ergiebt sich ohne weiteres die wichtige Folgerung, dass dünnwandige Zellen gegen eine äussere Widerlage im Maximum einen der Turgorkraft gleichen Druck auszuüben vermögen, dass dann aber die Turgordehnung der Zellwand aufgehoben ist. Dünnwandige Zellen wenigstens vermögen ohne Mithülfe der Turgorkraft einen nennenswerthen Druck nach aussen nicht zu entwickeln. Denn bekanntlich erzielt im turgorlosen Zustand schon ein sehr geringer Druck ein Collabiren der Zellen (und Gewebe) und ein Falten

1) PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 151. 329. Vgl. auch PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. II, p. 15.

2) Unter Turgorkraft ist der gesammte vom Inhalt gegen die Zellwand ausgeübte Druck zu verstehen. Vgl. PFEFFER, l. c., p. 151.

und Ausbiegen der zarten Wandung tritt auch dann ein, wenn die turgescente dünnwandige Zelle durch eine den Turgor überwiegende Aussenkraft comprimirt und damit unter Auspressung von Wasser entsprechend verkleinert wird. Für unsere nächsten Zwecke genügt die alleinige Berücksichtigung zarter Zellwandungen und ich beschränke mich hier auf den Hinweis, dass dicke Wandungen und entsprechende Gewebe ohne Mithülfe des Turgors höhere und hohe Widerstände zu leisten, demgemäss auch höhere Druckwirkungen gegen eine Widerlage auszuüben vermögen[1]).

Aus dem Gesagten folgt mit Nothwendigkeit, dass, insofern die Eigenschaften der Zellwand (insbesondere Länge, Dicke und Elasticität) constant bleiben, eine von Aussenwirkungen unabhängige Zunahme oder Abnahme der Hautspannung nur durch eine Veränderung der Turgorkraft zu erzielen ist. Unter dieser Voraussetzung ist also jede Vergrösserung oder Verkleinerung einer Zelle, gleichviel ob sie schnell oder langsam verläuft, nur durch eine Variation der Turgorkraft bedingt und diese allein, d. h. also die osmotische Energie, leistet die für die Wanddehnung nöthige Arbeit, eine Arbeit, durch welche in der Spannung der Zellhaut potentielle Energie gewonnen wird. Ein Beispiel für einen solchen durch Wachsthum nicht verwickelten Mechanismus ist in den auf Stossreiz erfolgenden Bewegungen der Staubfäden der Cynareen und den sich diesem Typus anschliessenden Variationsbewegungen geboten.

Erfährt aber die Zellhaut ein Flächenwachsthum, so kann die für die bleibende Verlängerung nöthige Energie durch die Turgorkraft, aber auch in anderer Weise geliefert werden. Zur Entscheidung darüber, was in einem gegebenen Falle zutrifft, bedarf es nothwendig einer genügenden Einsicht in die Wachsthumsmechanik und da diese keineswegs aufgeklärt ist, auch wohl specifisch different sein dürfte, so müssen der Discussion die verschiedenen Möglichkeiten zu Grunde gelegt werden. Diese, welche übrigens auch in den verschiedenen Wachsthumstheorien in Anspruch genommen sind, laufen im Princip auf Folgendes hinaus (vgl. Kap. 7): 1) Die Kraft für die plastische Flächenvergrösserung der Haut wird durch den Turgor geliefert, wobei aber weiter die Haut a) entweder rein passiv

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie Bd. II, p. 6.

ist, d. h. constante elastische Eigenschaften bewahrt, oder b) die plastische Dehnung erst durch eine Herabsetzung der Elasticität, also durch eine Erweichung von Seite der lebendigen Zelle ermöglicht wird. — 2) Die Energie für die Verlängerung wird durch Quellung (Oberflächenenergie) oder durch ein actives Eindringen fester Substanz, d. h. durch Intussusceptionswachsthum geliefert. In dem unter 1) angeführten Falle genügt Appositionswachsthum, um während der Flächenzunahme die Masse der Zellwand zu vermehren, doch kann dieses Ziel auch durch Intussusception erreicht werden.

Wird die Wachsthumsarbeit durch die Turgorkraft, also durch eine auf die Zellwand wirkende Zugkraft geleistet, so ist die bleibende Verlängerung im physikalischen Sinne in jedem Falle durch eine Dehnung über die Elasticitätsgrenze, oder was gleichbedeutend ist, durch eine plastische Dehnung erreicht. Denn falls zur Realisirung des Flächenwachsthums eine erweichende Wirkung auf die Zellwand eine Nothwendigkeit ist, so wird, falls die Flächendehnung vom Turgor abhängt, doch durch diesen die hierfür nöthige Arbeit geleistet, und die Herstellung einer Haut von geringerer Cohäsion ist eben nur eine Vorbedingung, ein Mittel zum Zweck, analog wie etwa das Erweichen einer Wachsstange durch Wärme die Vorbedingung ist, um durch einen zuvor wirkungslosen Zug eine plastische Verlängerung herbeizuführen.

Bedarf es, bei constanter Elasticität der Haut, zur Einleitung des Wachsthums einer Steigerung der Turgorkraft, so ist auch ohne eine solche Steigerung ein Beginn des Wachsens möglich, wenn die Cohäsion der Haut durch besondere Wirkungen entsprechend vermindert wird. Durch solchen Einfluss wird dann Anfang und Ende des Wachsens regulirt und wird ferner bestimmt, ob die Haut nur local oder in ihrer ganzen Fläche wächst. Gleichzeitig mit dieser regulatorischen Thätigkeit muss aber auch der Turgor regulirt werden, weil durch die mit der Volumzunahme (Wasseraufnahme) der Zelle verknüpfte Verdünnung die osmotische Spannung mehr und mehr abnimmt. Eine richtige correlative Regulation des Turgors ist also bei constanter wie bei veränderlicher Cohäsion der Zellhaut erforderlich. Ebenso muss die Massenzunahme, also der Dickenzuwachs der Zellwand, in einem richtigen Verhältniss zum Flächenwachsthum stehen, damit der Cohäsionswiderstand einerseits nicht zu sehr steigt,

andererseits durch Verdünnung der Haut nicht so weit vermindert wird, dass schliesslich eine Zerreissung erfolgt. Wie dabei im Näheren ein Dickenwachsthum z. B. durch Apposition vermittelt wird, bedarf hier keiner Discussion, da in demselben nicht die Energie für die Flächenvergrösserung der Haut gewonnen wird.

Ein Wachsthum, in welchem die Energie durch die Turgorkraft oder allgemein durch eine auf die Zellhaut wirkende Dehnkraft geliefert wird, soll passives oder plastisches Flächenwachsthum genannt werden, das dann im Näheren bei a) constanter oder b) veränderlicher Qualität der Wandung verlaufen kann. Von activem Hautwachsthum dagegen soll dann geredet werden, wenn die dazu nöthige Energie in der Wandung, also durch eine active Bethätigung in dieser, gewonnen wird. Ein solches actives Wachsthum kann durch Veränderung der Quellungsfähigkeit der Wandsubstanz oder durch Einlagerung fester Theilchen, durch Intussusception, erreicht werden.

Wird die Wandsubstanz quellungsfähiger — und solches kommt ja vielfach vor —, so wird die Energie für die daraus resultirende dauernde Vergrösserung durch die Quellungskraft, also durch Oberflächenenergie gewonnen. Kann auf diese Weise, mit Rücksicht auf den zunehmenden Wassergehalt, nur begrenzte Vergrösserung erreicht werden, so giebt es diese Schranke nicht für das Wachsthum durch Intussusception, in welchem die Vergrösserung der Haut nicht an eine procentische Zunahme des Wassergehalts geknüpft ist.

Ob und in wie weit ein Intussusceptionswachsthum der Haut durch Einlagerung von Cellulose oder Fremdkörpern stattfindet, ferner ob es sich dabei um Einschiebung neuer oder Vergrösserung vorhandener Partikel handelt, braucht hier nicht discutirt zu werden (vgl. Kap. 7). Hängt aber das Hautwachsthum von solcher Einlagerung ab, dann ist durch diese Ausscheidung in der Wandsubstanz die Energie für die Vergrösserung der Zellhaut gewonnen. Durch diese Ausscheidung werden die aufbauenden Hauttheilchen auseinandergetrieben und die widerstrebende grosse Cohäsion der Haut, sowie die eminent hohen Druckwirkungen auskrystallisirender Körper gegen Widerlagen lassen darauf schliessen, dass es sich in diesen Molekularwirkungen um sehr hohe mechanische Werthe handelt (vgl. p. 175). Mit diesen Kräften aber wird dann die Vergrösserung der Zellhaut angestrebt und eine solche Wachsthumskraft dürfte Werthe erreichen,

gegen welche eine Turgorkraft von selbst 10 Atmosphären eine geringe Grösse ist.

Bei so hoher Energie der Ausscheidungskraft ist es natürlich möglich, dass ein Dickenwachsthum der Haut, unter Ueberwindung des Turgordruckes, zu einer Verkleinerung des Lumens der Zelle führt. Es dürfte unnöthig sein darzuthun, wie dieses Ziel sowohl durch Intussusception als durch Apposition erreicht werden kann und wie etwas andere mechanische Verhältnisse vorliegen, je nachdem die apponirten Zellhautlamellen durch Ausscheidung gelöster Substanz oder durch Metamorphose angrenzender Plasmaschichten erzeugt werden.

Liefert der Turgor nicht die Energie für das Wachsthum, so kann jener doch unentbehrlich für das Wachsthum sein. Denn ein solches Verhältniss besteht jedenfalls, wenn der turgescente Zustand eine Vorbedingung für die Realisirung der Gesammtheit der im Wachsthum zusammengreifenden Factoren ist. Auch wenn unter diesen eine Turgordehnung der Haut eine nothwendige, gleichsam vorbereitende Bedingung sein sollte, würde doch nicht hiervon, sondern von der Ausscheidungskraft die nächste Betriebskraft eines activen Wachsthums der Haut abhängen, das ohne diese Energie nicht realisirt wird. Der Turgor ist dann etwa in analogem Sinne Bedingung wie die Wärme, von deren richtigem Ausmaass ebenfalls die Wachsthumsfähigkeit abhängt.

Wird bei solchem Wachsthum mit der Volumzunahme der Zelle die Turgorkraft entsprechend regulirt, so bleibt natürlich die Turgorspannung der Haut dauernd erhalten. Schreitet aber das Flächenwachsthum der Haut noch fort, nachdem die Vergrösserung der Zelle durch allseitige Anpressung an eine Widerlage verhindert ist, so muss endlich die volle Turgorkraft gegen diese Widerlage wirksam werden und bei weiterem Flächenwachsthum ist ein Falten und Ausbiegen einer zarten Wandung unvermeidlich. Unterbleibt solches bei dicker Wandung, so wird neben der Turgorkraft noch die durch Intussusception vermittelte Wachsthumskraft der Haut als Druck gegen die Widerlage zur Geltung kommen.

Eine Aufhebung der Turgordehnung der Haut könnte freilich auch durch Zunahme der Plasticität und Quellungsfähigkeit der Zellwand erreicht werden, doch würde aus einem positiven Resultate der angedeuteten Art zunächst immer hervorgehen, dass das Flächen-

wachsthum nicht durch passive Dehnung einer in ihren elastischen Qualitäten invariablen Haut erzielt wird. Wir kommen auf diese Fragen noch weiterhin zu sprechen und es mag hier nur noch darauf hingewiesen werden, dass ein negatives Resultat, d. h. der Verbleib einer Turgordehnung der Zellwand unter den angegebenen Versuchsbedingungen, z. B. ein Argument gegen ein Intussusceptionswachsthum nicht abzugeben vermag, da der Turgor, und speciell auch die durch diesen vermittelte Dehnung der Zellen, als formale Bedingung für das Wachsthum in Betracht kommen kann.

Je nach der Wachsthumsmechanik wird also zunächst die Arbeit im Flächenwachsthum der Haut durch osmotische Energie, Oberflächenenergie (Quellung) oder durch Ausscheidungsenergie (Krystallisationsenergie) geleistet werden. Unter letzterer sind alle durch die Ausscheidung fester Substanz erzielten mechanischen Leistungen verstanden, und falls diese Ausscheidung mit der verursachenden chemischen Reaction zeitlich zusammenfällt, kann man wohl auch chemische Energie als Betriebskraft für die Wachsthumsarbeit ansprechen (vgl. p. 175).

Wiederholt wurde hervorgehoben, dass unsere energetischen Erörterungen sich sachgemäss auf die unmittelbare Energiequelle beziehen, nicht aber auf den Complex von Factoren, aus deren Zusammenwirken das Energiepotential und die Bedingungen für dessen Wirken geschaffen werden[1]. In dieser Hinsicht ist früher (p. 182) die Sachlage im Allgemeinen präcisirt und es genügt, mit Bezug auf die hier behandelten Fragen, ein kurzer Hinweis. Einleuchtend ist, dass es für die osmotische Energie ohne Bedeutung ist, ob die nöthige Anhäufung löslicher Stoffe mit oder ohne Aufwand chemischer Energie zu Stande kommt. Ebenso sind der chemische Energiewechsel in der Erzeugung einer quellungsfähigeren Wandsubstanz und die in der Quellungskraft repräsentirte Energie incommensurabel. Gleiches gilt hinsichtlich der Krystallisationskraft und der auf die Erzeugung des krystallisirenden Körpers verwandten chemischen Energie und zwar auch dann, wenn die Ausscheidung mit dem chemischen Acte zeitlich zusammenfällt. Obgleich also zwischen der mechanischen Energie des Wachsthums und der auf die nöthige Stoffproduction verwandten

1) Vgl. Ueber das Verhältniss zwischen auslösender und ausgelöster Action p. 172.

chemischen Energie beliebige Disproportionalität bestehen kann, so fordert doch im Allgemeinen eine vermehrte Wachsthumsthätigkeit auch eine gesteigerte Stoffwechselthätigkeit und in solchem Sinne ist es Nothwendigkeit, dass mit dem Wachsthum auch die Stoffwechselthätigkeit (also auch die zugehörige Athmung) steigt und fällt (vgl. p. 184).

Die besagte Beziehung zum Stoffwechsel tritt sehr durchsichtig in Bezug auf osmotische Vorgänge hervor. Wurde bereits auf diese Verhältnisse vielfach Bezug genommen, so dürfte es sich doch empfehlen, hier zusammenfassend auf verschiedene Mittel hinzuweisen, durch welche ein Fallen oder Steigen der osmotischen Energie, resp. der mechanischen Leistungen durch diese, herbeiführbar ist.

Variation der Turgorspannung der Zellhaut ist sowohl mit als ohne Veränderung der in der Zelle gelösten Stoffe zu erzielen. Letzteres ist der Fall, wenn durch Temperatur, Imbibitionskraft oder Plasmolyse der Zelle Wasser entzogen und damit ein Energiepotential gewonnen wird, durch welches bei Neuzufuhr von Wasser mechanische Leistungen vollbracht werden können (vgl. p. 165). Früher (p. 170) ist auch gezeigt, wie auf diesem Wege Wärme in mechanische Arbeit überführbar ist.

Verschiedene Ursachen des Turgorwechsels, welche von qualitativer oder von quantitativer Variation des osmotisch wirkenden Körpers abhängen, wurden an anderer Stelle genugsam discutirt. Ich darf mich deshalb hier kurz fassen, mit Bezugnahme auf eine frühere Abhandlung[1]), in welcher auch das Wesen des osmotischen Systems dargelegt und gezeigt ist, dass qualitative Veränderungen der Plasmahaut, so lange keine Exosmose eintritt, die osmotische Leistung nicht beeinflussen.

Zunahme oder Abnahme der Turgorkraft in der Zelle kann ebensowohl durch Aufnahme, resp. Ausgabe von löslichen Stoffen, als auch durch Bildung wirksamerer, resp. weniger wirksamer Substanz vermittelst chemischer Metamorphose veranlasst werden.

Chemische Metamorphose vermag natürlich in sehr verschiedener Weise osmotisch wirksame Substanz zu erzeugen, zu verändern oder

1) PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 322.

zu zerstören und auf diese Weise die Turgorkraft zu variiren, resp. während des Wachsthums zu reguliren. Irgend eine tiefere oder leichtere chemische Veränderung dürfte wohl zumeist das Mittel sein, um einen durch Diosmose in die Zelle bewegten Körper anzusammeln oder Exosmose eines gespeicherten Stoffes zu veranlassen. Doch ist diosmotische Entfernung auch durch vermehrte Permeabilität der Plasmahaut erreichbar.

Auch in dem zuletzt angedeuteten Falle könnte chemische Energie das vermittelnde Agens sein. In allen Modalitäten aber ist der chemische Process nur Mittel zum Zweck und die gewinnbare osmotische Energie ist in keiner Weise eine directe Function der im Stoffwechsel aufgewandten chemischen Energie (vgl. auch p. 196).

Innerhalb des dem Wesen nach gekennzeichneten Rahmens sind natürlich vielfache Besonderheiten und Combinationen möglich, deren Mannigfaltigkeit durch die folgenden Andeutungen nicht etwa ausgemalt werden soll. Principiell Neues bietet es also nicht, wenn eine Variationsbewegung durch veränderte Elasticität der Zellhaut veranlasst wird oder wenn die Zellhaut gleichzeitig actives und passives Wachsthum erfahren sollte. Die Zellhaut muss auch nicht durchweg gleichartig und gleichwerthig sein und wenn z. B. eine Innenlamelle activ wächst, ist mit dieser Energie zugleich plastisches Wachsthum der damit verketteten Aussenschichten erreichbar. Die dazu nöthige Zugkraft könnte sowohl durch Ausscheidungskraft (Wachsthum der Innenlamelle durch Intussusception) als durch Quellungskraft geliefert werden. Auch im letzteren Falle ist ausgedehntrees Flächenwachsthum der ganzen Zellhaut dann ermöglicht, wenn jede neu apponirte Lamelle durch nachfolgende Quellung die nöthige Energie liefert.

Da wir nur die real zur Geltung kommenden mechanischen Wirkungen zu beachten haben, bedarf hier z. B. die vom Krümmungsradius und andern Umständen abhängige Widerstandsfähigkeit der Zellhaut keine Beachtung[1]). Auch genügt es, die in der Zelle selbst entwickelten Kräfte zu berücksichtigen, und alle von aussen wirkenden Zug- und Druckkräfte ausser Acht zu lassen. Zu diesen gehören

1) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 295.

auch die aus dem Verband der Zellen, aus der Gewebespannung entspringenden, hier nicht weiter zu erläuternden mechanischen (und auslösenden) Einflüsse.

So wie wir besondere Gestaltungen im Wachsen und Bewegen nicht besprechen, bedürfen hier einer Discussion auch nicht die Bedingungen, unter welchen Bewegungen um eine Gleichgewichtslage (Variationsbewegungen) oder dauernde Vergrösserung (Wachsthum), ferner periodische oder einmalige Bewegungen sich abspielen.

Verlauf, Intensität und Schnelligkeit einer Action können allerdings unter Umständen für die causale Aufhellung nutzbringend verwandt werden. Der zeitliche Verlauf einer Reaction ist u. a. von der mehr oder weniger schnellen Schaffung, resp. Activirung der arbeitsleistenden Energie und der Summe und der Art der Widerstände abhängig. Abgesehen von den aus Gewebespannungen resultirenden Verhältnissen wird eine mit Volumänderung der einzelnen Zelle verknüpfte Bewegung u. a. durch die nöthige Aufnahme oder Ausgabe von Wasser regulirt, ein Vorgang der z. B. in den Zellen der Staubfäden von Cynareen sehr schnell realisirt wird[1]. Bei geeigneter Constellation der Factoren mag wohl auch ein durch plastische Dehnung erzieltes Flächenwachsthum sehr schnell verlaufen können[2], während im Allgemeinen aussergewöhnliche Wachsthumsschnelligkeiten nicht zu erwarten sein dürften, wenn die Wachsthumsenergie durch Intussusception gewonnen wird.

Nachdrücklich mag wieder betont werden, dass die äussere Erscheinung einer Action den Complex innerer Ursachen nicht anzeigt und dass dieser also bei äusserlicher Aehnlichkeit eines sichtbaren Geschehens verschieden sein kann[3]. Die vorausgegangenen Betrachtungen lehren auch, dass die Betriebsenergie für das Wachsthum einer Zelle verschiedenen Ursprung haben kann.

---

1) PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 327.

2) Vgl. z. B. für Oedogonium, PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 61. Ferner ebenda p. 81 andere Beispiele.

3) Vgl. u. a. PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 62, 182.

Das Zustandekommen und die Grösse der Aussenleistung bietet ein vielfaches Interesse und es ist z. B. einleuchtend, dass der mechanische Werth einer Leistung bestimmte Factoren als für die Betriebsenergie unzureichend kennzeichnen kann[1].

Wir legen unseren Betrachtungen wiederum eine einzelne Zelle zu Grunde (vgl. p. 214). Und da in principieller Hinsicht die Rücksichtnahme auf eine einseitige Leistung genügt, so mag zur Vereinfachung angenommen werden, diese Zelle habe cylindrische Form, bewahre unverändert denselben Querdurchmesser und ruhe mit einer Endfläche auf einer unverrückbaren Widerlage, so dass jede Verlängerung der Zellhaut nur zu einem Fortrücken der anderen Endfläche des Cylinders führt.

Wie allgemein, ist natürlich auch an unserer Zelle die nach aussen wirkende Kraft durch Ermittelung des zur Aequilibrirung nöthigen Gegendruckes bestimmt und wir sind wesentlich auf diese Druck- oder Zugmethode angewiesen, da die Natur unserer Objecte eine Bestimmung der Energie aus der einer bekannten Masse ertheilten Geschwindigkeit nicht oder unzureichend erlaubt. Durch das Product der wirksamen Energie in die Wegstrecke wird bekanntlich die geleistete Aussenarbeit bemessen.

Sofern nichts Anderes bemerkt ist, reflectiren wir immer auf eine Zelle mit zarter, bei Compression leicht ausbiegender Wandung, die demgemäss wesentlich nur durch ihre Turgorkraft wirkt und höchstens eine dieser gleiche Aussenleistung vollbringt (vgl. p. 215). Bei Mangel eines Widerstandes kommt aber eine nach aussen gerichtete Druck- oder Arbeitsleistung überhaupt nicht zu Stande. In diesem Falle ist folglich die ganze Turgorkraft durch die entgegenwirkende Spannung der Zellhaut äquilibrirt und diese Gleichheit von Druck und Gegendruck besteht dann ebenfalls in jedem Zeitdifferential bei Flächenwachsthum der Zellhaut. Die Turgorkraft kann also ebensowohl zur Spannung der Zellhaut, als zu Aussenleistungen ausgenutzt und ebenso in ihrem Nutzeffect auf beide Wirkungen in jedem Verhältniss vertheilt werden.

---

1) Hinsichtlich der Reizbewegungen in den Staubfäden der Cynareen vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 329.

Durch eine entsprechende Compression ist eine beliebige Entspannung der Zellhaut, also auch eine volle Uebertragung des Turgordruckes nach aussen erreichbar. Hier aber haben wir darnach zu fragen, wie eine aus eigener Activität nach Verlängerung strebende Zelle es fertig bringt, gegen eine in den Weg tretende hemmende Widerlage einen Druck zu erzielen, resp. zu steigern, oder zu vermindern. Nach dem Gesagten handelt es sich hierbei um zwei nähere Mittel; entweder nämlich muss a) die Turgorkraft anwachsen, oder b) bei constanter Turgorkraft ein geringerer Theil dieser durch die Wandung äquilibrirt werden, d. h. also die Spannung der Wand muss abnehmen.

Diese Mechanik soll nun in Folgendem mit Bezug auf eine wachsende Zellhaut betrachtet werden. Unter diesen Umständen können also auch beide im Princip angedeutete Factoren gleichzeitig in Wirksamkeit treten, während alle Aussenaction von einem Anschwellen (resp. Abnehmen) der Turgorkraft abhängen muss, wenn die Zellhaut gleiche Länge und Cohäsion (Elasticität und Dicke) bewahrt (vgl. p. 216).

Bleibt die Zellhaut in obigem Sinne unverändert, so ist eine Aussenleistung nur durch Steigerung der Turgorkraft und nur nach Maassgabe dieser Steigerung möglich. Hält sich aber die Turgorkraft auf gleicher Höhe, so ist zur Erzielung eines Druckes gegen die Widerlage eine entsprechende Entspannung der Zellhaut unerlässlich. Eine solche Entspannung ist im Näheren auf verschiedene Weise erreichbar, so durch plastische Dehnung, sowie durch ein actives Wachsthum der Haut, das hinwiederum durch Quellung oder durch Intussusception vermittelt werden kann (vgl. p. 217). Natürlich würden auch z. B. Aenderung des Elasticitätscoefficenten, sowie Abnahme oder Zunahme der Wanddicke die Verwendung der Turgorkraft zu Aussenleistungen beeinflussen.

Diese Beziehungen sind nicht nur für das Verständniss des Zustandekommens und der Regulation der für die Pflanze ebenfalls wichtigen Aussenleistungen von Bedeutung, sondern können unter Umständen auch Rückschlüsse auf die Wachsthumsmechanik erlauben. Denn läuft das Flächenwachsthum der Haut auf eine Dehnung über die Elasticitätsgrenze hinaus, so darf die Turgordehnung der Haut nicht unter einen gewissen Grenzwerth sinken, während

bei activem Wachsthum (durch Intussusception oder durch Quellung) eine völlige Entspannung der Haut und eine volle Entwickelung der Turgorkraft nach aussen möglich, aber nicht nothwendig ist. Bei activem Wachsthum einer nicht ausbiegenden Zellwandung würde sogar der Aussendruck die Turgorkraft übertreffen können (p. 218); umgekehrt würde eine genügende Einsicht in die Mechanik des Flächenwachsthums, wie sie eben nicht zu Gebote steht, die Causalität der Aussenleistungen aufhellen.

Ist auch allbekannt, dass z. B. beim Eindringen in den Boden oder bei Erzielung negativ gespannter Gewebe hohe Wachsthumskräfte zur Geltung kommen, so sind präcisere Bestimmungen dieser Aussenleistungen nicht zahlreich. Erwähnen will ich hier nur, dass z. B. nach Krabbe[1]) das Cambium von Bäumen noch entgegen einem Drucke von 15 Atmosphären (155 gr pro qu.mm) zu wachsen vermag und dass in (nicht publicirten) Versuchen Hegler's es eines Gegendruckes von 23 Atmosphären (237 gr pro qu.mm) bedurfte, um in einem Knoten des Halmes von Triticum vulgare die geotropische Krümmungskraft zu äquilibriren. Ebenso wurden in anderen eigenen Messungen hohe Druckwerthe gefunden.

In causaler Hinsicht kann ich hier auf Grund noch nicht abgeschlossener Untersuchungen mittheilen, dass, wenigstens in bestimmten Objecten, eine Hemmung des Wachsthums durch eine Widerlage eine Steigerung der Turgorkraft in den wachsenden Zellen veranlasst. Doch scheint solche Steigerung nicht immer das alleinige Mittel zur Erzeugung einer Aussenleistung zu sein, und nach den bisherigen Versuchen bleibt es zweifelhaft, ob bei positiver Turgoranschwellung von diesem Factor der ganze numerische Werth des von zarten Geweben ausgehenden Aussendruckes abhängt.

Eine nähere Begründung dieser vorläufigen Mittheilung ist an dieser Stelle nicht beabsichtigt. Erwähnt mag werden, dass vielfach durch Umkleidung mit einem Gypsverbande eine allseitige Widerlage geschaffen wurde. Nach solcher Wachsthumshemmung bedurfte es z. B. zur Plasmolyse der Zellen des Rindenparenchyms[2]) in der

---

1) Wachsthum des Verdickungsringes u. d. jungen Holzzellen, 1884, p. 67, 70. — Vgl. ausserdem Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 347.

2) Es reagiren übrigens nicht alle Gewebe in gleichem Grade.

Streckungszone der Keimwurzel von Vicia faba 5,3 Proc. Salpeter, während ohne Hemmung des Wachsthums im Mittel 2,5 Proc. genügten. Da nun 1 Proc. Kalisalpeter einen osmotischen Druck von ungefähr 3,4 Atmosphären erzielt[1]), so hatte also die Wachsthumshemmung eine Steigerung der Turgorkraft um 9,5 Atmosphären, d. h. von 8,5 auf 18 Atm. zur Folge.

Der wirksame Aussendruck wurde durch Dynamometer[2]) ermittelt, welche schon bei geringer Ausbiegung des Gewichtes oder der Feder den ausreichenden Gegendruck herstellten. In analoger Weise fand ich in der Variationsbewegung der Blattstiele von Mimosa pudica eine auf die Turgorschwankung fallende Betriebsenergie bis zu 5 Atmosphären, welche bei Wiedererhebung des Blattstieles wieder als zunehmende Turgorkraft zur Geltung kommt[3]). Eine Turgorzunahme ergaben auch bei Hemmung geotropischer Wachsthumskrümmungen (bei Fortdauer des Längenwachsthums) die Zellen der normal convex werdenden Seite[4]), deren Turgor nach Beobachtungen von WORTMANN[5]) und von NOLL[6]) bei Realisirung der Reizkrümmung nicht gesteigert wird.

Eine ausreichend genaue Bestimmung der für unsere Frage in Betracht kommenden Grössen ist, wie hier nur angedeutet sein mag, mit mancherlei Schwierigkeiten verknüpft. Einmal ist es nicht leicht, bei völliger Wachsthumshemmung der Zellen und bei Vermeidung jeder Ausbiegung den nach aussen zielenden Druck genau zu messen. Ferner sind in Geweben, auf welche man in der Praxis angewiesen ist, ungleichwerthige Zellen vereinigt. Dieser Umstand erschwert in

1) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 306. — Die osmotische Leistung von 1 % Salpeter erhöht sich auf 3,6 Atmosphären, wenn man, wie richtiger, als isotonischen Coefficienten des Rohrzuckers (Salpeter = 3) die empirisch gefundene Zahl 1,88 und nicht den abgerundeten Werth 2 annimmt. Der auf Rohrzucker basirende Druckwerth des Salpeters muss also dann auf das 1,064fache erhöht werden. — Vgl. über die isotonischen Coefficienten auch OSTWALD, Lehrb. d. allgem. Chemie, 1891, Bd. I, (II. Aufl.), p. 665.

2) Vgl. PFEFFER, Periodische Bewegungen, 1875, p. 9. — Ueber die zur Bestimmung der Muskelenergie benutzten Dynamometer. Vgl. u. a. FICK, Medicin. Physik, III. Aufl., 1885, p. 55.

3) PFEFFER, l. c., p. 105. Vgl. u. a. auch Physiologie, Bd. II, p. 317.

4) Vgl. PFEFFER, Mittheilungen über Untersuchungen HEGLER's in Berichte d. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften. 7. December 1891.

5) Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft 1887, p. 461.

6) Arbeit. des bot. Instituts in Würzburg, Bd. III, 1888, p. 511.

erhöhtem Maasse bei Krümmungsbewegungen eine präcise Berechnung der in den Zellen wirksamen Kraft[1]). Weiter bleibt es zunächst zweifelhaft, ob nicht während der Hemmungsversuche der auf die Spannung der Haut fallende Antheil der Turgorkraft (z. B. in Folge von Dickenwachsthum der Haut) einen anderen Werth annimmt.

Auch die plasmolytisch gefundenen Resultate bedürfen in ihrer Verwerthung strenger Kritik. Hat bei Mangel von Exosmose die Plasmahaut keinen Einfluss auf die osmotische Energie[2]), so ist doch eine Exosmose aus den Schnitten nicht ausgeschlossen[3]). Weiter würde eine Imbibition der Zellhaut mit Salzen im intacten Organe die mechanisch wirksame Turgorkraft deprimiren und diese ist durch die übliche plasmolytische Methode überhaupt nicht bestimmbar, falls sie von einem mit dem Zerschneiden rückgängig werdenden Reizzustand abhängt[4]). Ferner ergiebt die plasmolytische Methode unrichtige Werthe, wenn die Zellen mit der Isolation an Volumen zunehmen, und die hierdurch erzielte Verdünnung des Inhalts ist bei ausdehnungsfähigen comprimirten Zellen nicht zu unterschätzen, so wie ja z. B. auch die Zellen der Staubfäden von Centaurea, vermöge ihrer sehr dehnbaren Wände, auf die Hälfte des Volumens zurückgehen, ehe es zu plasmolytischer Abhebung des Protoplasten kommt.

Obige und andere Verhältnisse erschweren auch die Ableitung sicherer Schlüsse aus der Gewebespannung, in welcher mit Rücksicht auf den Verband lebendiger Elemente noch besondere Umstände zu beachten sind. Bemerkt mag hier nur werden, dass in einem positiv gespannten Gewebe die Zellhaut immer noch unter Turgordehnung stehen kann. Käme es zu einer Aufhebung dieser letzteren in dem intacten Pflanzentheil, so wäre damit, wie. dargethan, ein actives Wachsen der Zellhaut für diesen Fall erwiesen.

Wie die Wirkung einer unüberwindbaren Widerlage, scheinen auch in anderer Weise erzielte Wachsthumshemmungen unter Umständen eine Steigerung der Turgorkraft zu veranlassen. Eine solche

---

1) Vgl. PFEFFER, Periodische Bewegungen, 1875, p. 99.

2) PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 302.

3) Vgl. HILBURG, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen. Bd. I, 1881, p. 33.

4) PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 240, 269.

Zunahme wurde nämlich in bestimmten Pflanzen beobachtet, als ein in der Längsrichtung wirksamer mechanischer Zug eine Retardirung des Wachsthums[1]) verursacht hatte. Auch die Steigerung der osmotischen Energie in den in Salzlösungen vegetirenden Pilzen[2]) und in anderen Pflanzen[3]) ist ein weiteres Beispiel einer Turgorregulation, und eine solche führt zur Regeneration des in der Reizbewegung einer Mimosa gesenkten Turgors. Analog tritt übrigens bei Hemmung des Flächenwachsthums der Haut unter Umständen ein gefördertes Dickenwachsthum ein[4]).

Im Allgemeinen ergeben sich solche für den Organismus nothwendigen Correlationen und Regulationen als innere und äussere Reizerfolge. Im Wesen der Sache wird, wie leicht einzusehen ist, nichts geändert, wenn bei Hemmung des Flächenwachsthums die Fortdauer der Production löslicher Stoffe die Veranlassung der Turgorsteigerung und die Fortdauer der Celluloseproduction die Veranlassung des Dickenwachsthums der Haut sein sollten. Denn Beginn, Ausgiebigkeit und Beendigung solcher producirenden Thätigkeit hängt ebenfalls von inneren Correlationen ab und das Ausmaass dieser Actionen ist somit auch von äusseren Eingriffen abhängig: Thatsächlich kommen auch jene Productionen in manchen Fällen in Folge von mechanischer Wachsthumshemmung zum Stillstand. Denn der Turgor scheint unter diesen Umständen nicht immer anzuschwellen und KRABBE[5]) konnte z. B. bei mechanischer Hemmung des Dickenwachsthums eine stärkere

---

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 62 und SCHOLZ, COHN's Beiträge zur Biologie, Bd. IV, 1887, p. 353. Ferner insbesondere meine Mittheilungen über die Untersuchungen HEGLER's in Berichte d. Sächs. Ges. d. Wissensch., 7. Dec. 1891.

2) ESCHENHAGEN, Einfluss von Lösungen auf das Wachsthum von Schimmelpilzen, 1889.

3) OLTMANNS, Sitzungsber. d. Berliner Akademie, 1891, p. 196; vgl. auch ZACHARIAS, Flora, 1891, p, 483.

4) Vgl. ZACHARIAS, Flora 1891, p. 466, 472 und die dort citirte Literatur. — In solchen Verhältnissen sind Erfolge besonderer Reizwirkungen zu sehen. In den erwähnten Untersuchungen HEGLER's ist auch der Einfluss von Zugspannungen auf das Dickenwachsthum nachgewiesen und darnach muss auch die Höhe des Turgordruckes als ein Factor in Betracht kommen, der als Reiz influiren kann.

5) Wachsthum des Verdickungsringes u. d. jungen Holzzellen, 1884, p. 58. — Vgl. auch meine Mittheilung über Untersuchungen HEGLER's (Ber. d. Sächs. Ges. d. Wissenschaften), in welchen sich ergab, dass die realisirte Zugspannung das Dickenwachsthum von Häuten erheblich beeinflusst.

Verdickung der jungen Holzzellen im Frühjahr nicht beobachten. Erinnert mag auch daran werden, dass die in der Gewebespannung begründeten Wachsthumshemmungen ebenfalls verwickelte Regulationen der beiden genannten Factoren nothwendig machen.

Bei Ueberwindung eines äusseren Widerstandes giebt bekanntlich das Product aus der wirksamen Energie und der Wegstrecke die geleistete Arbeit an, welche bei reibungsloser Hebung eines Gewichtes (p), auch als Product aus diesem und der Hubhöhe (l) $= p.l.$ ausgedrückt wird.

Während Innenarbeit zur Erreichung einer Aussenleistung erfordert wird, ist mit jener und speciell mit dem Wachsthum nicht nothwendig Arbeit gegen die Aussenwelt zu leisten. Denn die Aussenarbeit setzt beliebig zu verändernde Widerstände voraus, die allerdings nicht Werthe erreichen dürfen, welche die gewinnbare Arbeitskraft nicht mehr zu überwältigen vermag. Für die Aussenarbeit giebt es also jedenfalls einen Maximalwerth. Ob aber für die in der Zeiteinheit leistbare Aussenarbeit der grösste Werth erreicht wird, wenn der höchste zulässige oder wenn ein geringerer Widerstand zu überwältigen ist, lässt sich nicht voraussagen. Denn mit den steigenden Gegenwirkungen werden Reactionen in der Pflanze erweckt, die z. B. nicht übersehen lassen, in welcher Weise die steigende Last eine Verlangsamung der Fortbewegung dieser herbeiführt.

Um während der Bewegung die zur Aussenarbeit nöthige Energie dauernd zu unterhalten, bedarf es natürlich, wie übrigens bei jedem Wachsthum, einer entsprechenden Regulirung der Turgorkraft. Wir wollen der Einfachheit halber annehmen, dass der Turgor fortwährend auf gleichem Niveau erhalten wird, ein Fall, der thatsächlich bei normalem Wachsthum öfters annähernd realisirt wird. Die Consequenzen anderer Veraussetzung sind, so weit es sich um rein mechanische Fragen handelt, leicht abzuleiten. Zudem wird der extreme Fall, dass eine Aussenleistung zu Stande kommt, während die Zellhaut nur elastische Dehnung zulässt, und die Turgorkraft der Volumzunahme proportional abnimmt, fernerhin noch behandelt werden.

Aus der schon (p. 226) besprochenen Höhe des Aussendruckes geht zugleich hervor, dass eine wachsende Pflanze hohe Aussenarbeit

zu verrichten vermag. Denn wenn jener Druck mit 10 Atmosphären auf die Strecke von 1 cm wirkt, so beträgt die Aussenarbeit für den Querschnitt von 1 qmm des wachsenden Pflanzentheiles 10, für 1 qcm also 1000 Grammcentimeter, und thatsächlich kann die nach aussen wirksame Wachsthumsenergie[1]) noch höhere Werthe erreichen. Mit solcher Kraft wird also etwa eine sich verlängernde Wurzel (ihrem Querschnitt entsprechend) Widerstände fortschieben und ebenso ein sich verdickender Stengel nach Massgabe der wirksamen Energie und Fläche, Arbeit leisten können. Bedingung für volle Arbeitsleistung ist aber, ebenso wie für die Druckleistung, dass eine geeignete feste Widerlage anderweitiges Ausbiegen und Ausweichen der Pflanzentheile unmöglich macht.

Ueberhaupt ist die Druckwirkung nach aussen und dazu die Erhaltung jener während des Wachsens Bedingung für die Aussenleistung und so ergiebt sich aus den Betrachtungen über Druckleistungen ohne Weiteres, in wie weit Turgorsteigerung, sowie passives und actives Wachsthum der Zellhaut bedingend mitsprechen können. Vor einer einseitigen Betrachtung aber hat man sich in jedem Falle zu hüten. Wenn u. a. in teleologischer Hinsicht, mit Bezug auf die Ausnutzung der Turgorkraft, eine thunlichste Entspannung der Zellhaut vortheilhaft erscheint, so wissen wir doch nicht, ob gerade diese Operation für die Pflanze gut möglich oder ökonomisch ist, da wir nicht den Complex der für das Wachsthum nothwendigen Factoren und den zur Realisirung dieser nöthigen Aufwand übersehen.

Jedenfalls aber besitzt die Pflanze in der regulatorischen Thätigkeit eine zweckmässig und sparsam arbeitende Einrichtung. Denn nur in dem Maasse, als Widerstände entgegentreten, wird Energie für Aussenarbeit aufgewandt. Stösst z. B. eine Wurzel auf einen überwindbaren Widerstand, so steigert sich der Druck, und zwar erfahrungsgemäss ziemlich schnell, bis zu dem zum Fortschieben nöthigen Werth und fällt schnell wieder, wenn dieser Widerstand durchbrochen oder irgendwie beseitigt wird. Auch wenn es sich um die Hebung des eigenen Gewichtes dreht, wird in gleichem Sinne

1) Die »Zuwachsgrösse« hat man wohl auch »Wachsthumsenergie« genannt (vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 66). Unter letzterer Bezeichnung ist aber sachgemässer die in dem Wachsthumsvorgang aufgewandte Energie zu verstehen, welche in der Zuwachsgrösse nicht ihren Ausdruck findet.

die Aussenleistung der activen Zellen geregelt und desgleichen, wenn angestrebten Krümmungen — mögen diese autonome Bewegungen oder Reizbewegungen sein — Widerstände entgegentreten. Ebenso kommen in der Gewebespannung offenbar solche regulatorische Einflüsse, wenn auch wohl oft in complicirterer Form, zur Geltung. Zu diesen zweckdienlichen Reactionen gehört es ferner, dass durch mechanische Zugwirkung, wie Hegler[1]) fand, die Tragfähigkeit eines Pflanzenstengels sich bald steigert, indem gewisse Gewebeelemente Vermehrung oder Wandverdickung erfahren.

Vortheilhaft ist es offenbar, dass gerade nach Massgabe des realen Gegendruckes der Energieaufwand für Aussenleistungen regulirt wird und die dazu nöthigen Thätigkeiten also nur begrenzt in Anspruch genommen werden, wenn z. B. ein Pflanzentheil bald seitlich ausbiegt. Solches tritt u. a. leicht in der abwärts strebenden Wurzel ein, und die Umgehung grösserer und oft gar nicht anders überwindbarer Widerstände ist, da wo es angeht, ein augenscheinlich zweckmässiges Hülfsmittel.

Einige Bemerkungen über den von dem umgebenden Wasser- oder Luftmedium abhängigen Widerstand dürften hier am Platze sein, wobei wir natürlich von mechanischen Zug- oder Druckwirkungen absehen können, wie sie z. B. das Eigengewicht oder ein Auftrieb in Wasser erzeugen. In einer submersen Zelle gleicht sich in Folge der Permeabilität für Wasser der von der Höhe der Wassersäule herrührende Druck zu beiden Seiten der Wand aus. Beim Wachsthum hat also die sich vergrössernde und Wasser aufnehmende Zelle nicht den Wasserdruck, sondern nur die aus Reibung u. s. w. im Wasser entspringenden Widerstände zu überwinden. Entstehen aber lufterfüllte Intercellularräume, so erfordert diese Vergrösserung des Pflanzenkörpers die Ueberwindung des entgegenstehenden Wasserdruckes[2]). Ebenso wird bei Aufenthalt in Luft, durch Verdrängung dieser, eine Arbeit gefordert, sofern nicht die Intercellularen mit der Luft communiciren. Diesen Luftwiderstand hat natürlich auch jede wachsende Zelle zu überwinden.

Die für das Flächenwachsthum der Haut aufgewandte Arbeit ist ebenfalls aus der dazu nöthigen Turgorkraft zu entnehmen, sofern diese allein die Energie für das Wachsthum liefert, dieses also in

---

1) Eine vorläufige Mittheilung über diese Arbeit gab ich an der schon citirten Stelle.

2) Diese Gesichtspunkte sind auch mit Rücksicht auf das Vorkommen von Organismen in grossen Tiefen zu beachten. Vgl. u. a. auch Pfeffer, Physiologie, II, p. 159.

plastischer Dehnung besteht (p. 216). Bei einer cylindrischen Zelle (vgl. p. 224) ergiebt sich z. B. der in der Zellwand wirksame Längszug aus dem Querschnitt des Zelllumens und der Turgorkraft, und durch diese Zugkraft ist, unter obiger Annahme, die Dehnung der Haut über die Elasticitätsgrenze, analog wie durch ein angehängtes ziehendes Gewicht, herbeizuführen. Genügt z. B. eine Turgorkraft von 5 Atmosphären zum Wachsen, so würde bei einer Verlängerung von 1 cm die Arbeit für 1 qmm Querschnitt 50 Grammcentimeter betragen. Diese Arbeit fällt aber allein auf die nur einen Bruchtheil dieses Quadratmillimeters ausmachende Zellhaut. Es bedarf also der Feststellung des Querschnittes der Wand, um die plastische Dehnungsarbeit mit Bezug auf die wirksame Querschnittseinheit der Zellhaut zu eruiren.

Obige Schlussfolgerungen bestehen ebenfalls zu vollem Rechte, falls eine Erweichung der Zellhaut durch die Lebensthätigkeit der Zelle eine Vorbedingung für das Flächenwachsthum der Haut ist (p. 218). Denn es handelt sich dann nur um eine Depression der Cohäsion und damit um eine Verminderung der zur plastischen Dehnung nöthigen Arbeit, welche in analoger Weise auch dann vermindert wird, wenn etwa die plastische Dehnung eines Bleidrahtes durch Erwärmung erleichtert wird.

Eine derartige, auf der Turgorkraft basirende Ermittlung ist natürlich unmöglich, sobald die Wachsthumsarbeit aus anderer Energiequelle, z. B. aus Ausscheidungs- oder Quellungskraft entstammt (p. 218). Dabei hat aber die Regulation der Turgorkraft auf constante Höhe die Aufgabe, während der Volumzunahme der Zelle eine gleiche Intensität der elastischen Hautspannung zu erhalten. Da aber die Länge der Zellhaut und mit ihr die elastische Gesammtverlängerung absolut zunimmt, so wird zugleich eine Zunahme des in der elastischen Dehnung repräsentirten Arbeitswerthes erreicht.

Die für die einzelne Zelle entwickelten Grundzüge enthalten auch die Fundamente für die Arbeitsleistung durch Gewebe. Die Aussenwirkung dieser ergiebt sich immer als Resultante aus der Thätigkeit der einzelnen vereinigten Zellen und die antagonistischen Bestrebungen dieser im Gewebe laufen darauf hinaus, dass gewisse Zellen (z. B. positiv gespannte) durch nach aussen wirkende Energie Arbeit gegen andere Zellen leisten, welche dadurch gedehnt oder comprimirt

werden. Im Princip analoge Verhältnisse bieten sich auch da, wo Krümmungsbewegungen in Geweben resultiren.

Die mannigfachen besondern Complicationen haben wir hier nicht zu betrachten. Erinnern möchte ich aber daran, dass im Allgemeinen auch in Geweben eine Zelle nur dann zu möglichst hoher Aussenleistung kommen wird, wenn ihr allseitige Widerlage geboten, ein Ausbiegen oder ein Auswachsen nach Richtung eines geringeren Widerstandes also vermieden ist. Ein solches Auswachsen tritt in der That häufig ein, z. B. dann, wenn bei gehemmtem Wachsthum in die Länge für ein Wachsen in transversaler Richtung Spielraum gewährt ist. Dann erzielen aber diese Zellen einen geringern Druck gegen die der Verlängerung entgegenstehende Widerlage, während zugleich ihre Zellhaut an geeigneter Stelle unter voller Turgordehnung Flächenwachsthum vollführt. Dabei wirken solche Zellen immer noch mit positiver Spannung in der Längsrichtung, und diese, wie auch andere Erwägungen lehren sogleich, dass in positiv gespanntem Gewebe die Zellwandungen sehr wohl noch erhebliche Turgordehnung besitzen können (p. 228), ein Schluss, der für die Wachsthumsmechanik natürlich stets voll zu würdigen ist[1]).

Die Betrachtung von Leistungen bei unveränderter Zellhaut, in welchen also alle Energie der Turgorkraft entstammt (p. 216), beschränken wir gleichfalls auf eine cylindrische Zelle, welche bei elastischer Verlängerung der Seitenwand gleichen Querdurchmesser bewahrt (p. 224). Diese Voraussetzung wird übrigens annähernd in den activen Zellen der Staubfäden der Cynareen erfüllt, deren Zellwand in elastischer Dehnbarkeit ungefähr dem Kautschuk gleich steht und demgemäss sehr ansehnliche Dimensionsänderung gestattet. Diese Verkürzung kann bei Reizbewegungen 30 Proc., bei voller Aufhebung des Turgors 100 Proc. erreichen[2]). Die Wiederausdehnung der Zellen wird durch osmotische Energie vermittelt und die damit erreichte elastische Spannung der Haut repräsentirt einen Vorrath potentieller Energie, welche mit Senkung des Turgors

1) Vgl. u. a. auch Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 17, 24.

2) Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 11, 233. Vgl. auch Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 325.

zu Leistungen verwendbar wird. Alle Energie führt demgemäss auf Turgorkraft zurück und es genügt deshalb, allein die Arbeitsleistung durch Steigerung der osmotischen Energie zu betrachten. Wir sehen dabei zunächst von den durch schnelle Zuckungen erzielbaren Schleuderwirkungen ganz ab, vernachlässigen auch das Eigengewicht, das natürlich in Wirklichkeit als Belastung in Rechnung zu ziehen ist und bekanntlich bei cylindrischen Organen so wirkt, also ob das halbe Gewicht des Objectes an dem einen Ende vereinigt wäre.

Nach einer activen Verkürzung mag die Zelle so lange an der Wiederausdehnung verhindert werden, bis die osmotische Wirkung den Maximalwerth erreicht, also ein Zustand hergestellt ist, als ob die Zelle gewaltsam in entsprechender Weise comprimirt worden wäre. Erfolgt dann, nach voller Beseitigung des Hemmnisses, die Verlängerung, so wächst proportional zu dieser die elastische Kraft der Wandung, während zugleich mit der zur Verlängerung proportionalen Wasseraufnahme und Verdünnung des Inhaltes die osmotische Energie abnimmt. Aus diesen beiden Factoren resultirt die endliche Länge und mit der Verlängerung nimmt natürlich die für Aussenleistung disponible Turgorkraft dauernd ab, um endlich, bei voller Länge, den Nullwerth zu erreichen.

Sofern bei dem osmotischen Drucke, analog wie bei einem idealen Gase, das Product aus Druck (p) und Volumen (v) eine Constante ist[1]), ergiebt sich auch die gesammte bei einer Volumzunahme leistbare (resp. bei einer Compression zu leistende) Arbeit, analog wie bei einem Gase, das man in einem Cylinder sich ausdehnen (verdünnen) und einen abschliessenden Stempel vor sich her treiben lässt. Die mit v als Abscisse und p als Ordinaten construirte Curve ist also für den isothermen Zustand eine gegen die Abscissenachse convexe gleichseitige Hyperbel und das Flächenstück unter der Curve stellt die vom Gase (bei constanter Temperatur) geleistete (resp. die beim Comprimiren zu leistende) Arbeit dar[2]). Bei kleiner Volumänderung kann die kurze Strecke der Hyperbel ohne zu grossen

1) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 318.

2) Näheres in den entsprechenden Abschnitten der mechanischen Wärmetheorie. Z. B. bei MÜLLER, Lehrbuch d. Physik u. Meteorologie, VIII. Aufl., 1879, Bd. II, Abth. 1, p. 435.

Fehler als Gerade angesehen werden und diese vereinfachte Betrachtungsweise ist für unsere derzeitigen Zwecke ausreichend.

Sei in obiger Voraussetzung in einer durch Compression verkürzten Zelle der osmotische Druck d und nach der Volumzunahme (Verlängerung) d', so ist die mit abnehmendem Druck auf die Wegstrecke l leistbare Arbeit $\frac{d+d'}{2} \cdot l$. Nun ist nach erreichtem Gleichgewicht die Spannung der Zellhaut (resp. einer dem Gase entgegenwirkenden Spiralfeder) ebenfalls d', während die Anfangsspannung mit x bezeichnet sein mag. Die zur elastischen Dehnung der Zellhaut auf der Strecke l verwandte Arbeit beträgt demgemäss $\frac{x+d'}{2} \cdot l$. Die Differenz beider Grössen, $\frac{1}{2}(d-x)l$, kennzeichnet also den im günstigsten Falle für Aussenarbeit disponiblen Energiewerth, welcher natürlich die gleiche Höhe bei dem umgekehrten Vorgang, d. h. bei einer durch Turgorsenkung veranlassten Verkürzung erreicht.

Eine maximale Aussenleistung wird folglich erreicht, wenn obiger Energiewerth voll ausgenutzt wird, indem der zunächst zur Aequilibrirung nöthige Gegendruck (p) mit der Verlängerung der Zelle dauernd abnimmt[1]), mit Erreichung der vollen Länge also Null wird. Die Arbeit ist dann $\frac{1}{2}p \cdot l$.

Nähere Erörterungen über submaximale Aussenleistungen können hier unterbleiben[2]). Leicht einzusehen ist z. B., dass bei constantem Widerstand die Aussenarbeit den Maximalwerth bei $\frac{1}{2}p$ erreicht, ferner dass die Aussenarbeit unter $\frac{1}{2}p \cdot l$ bleibt, wenn eine Fortbewegung durch die sich verlängernde Zelle begann, ehe die maximale, zur Bewältigung von p nöthige osmotische Energie wieder gewonnen war.

Die Aussenarbeit kann natürlich auch als potentielle Energie aufgespeichert werden, welche somit bei periodischer Wiederholung der Bewegungen mit der Zeit einen hohen Werth zu erreichen vermag. Möglich ist solche Aufspeicherung auf verschiedene Weise, z. B. indem die Hubwirkung an einem Apparat angreift, welcher (durch

1) Ueber die Technik solcher Versuche vgl. u. a. Fick, Medicin. Physik, III. Aufl., 1885, p. 42.

2) Verschiedenes über diesen Gegenstand findet man, mit Rücksicht auf Muskelarbeit, in der Thierphysiologie, z. B. bei Hermann, Handbuch d. Physiologie, Bd. I, 1879, p. 75, Fick, l. c., p. 42.

Sperrhaken etc.) jedesmal ein Zurückfallen der gehobenen Last verhindert. Aber auch in analoger Weise wie bei einer Dampfmaschine würde sich ein Schwungrad in Bewegung setzen lassen, indem gegen dieses die an dem einen freien Ende der Zelle befestigte Triebstange bewegend wirkt. Die bei einer kleinen Zelle absolut geringe Energie kann mit Bezug auf Grösseneinheiten sehr ansehnlich sein. Denn wenn z. B. bei einer Turgorschwankung der nach aussen wirkende Energiewerth zu Beginn der Verlängerung (und ebenso der Verkürzung) 8 Atmosphären beträgt, also annähernd im Mittel 4 Atmosphären auf eine Wegstrecke wirksam werden, welche (bei Cynareen) die Hälfte der Maximallänge des activen Cylinders ausmachen kann, so stehen damit (für die Querschnittseinheit) der Intensität nach Arbeitskräfte zur Verfügung, wie in einer schon recht kräftigen Dampfmaschine. Im Dienste der Pflanze werden solche Bewegungen in den Staubfäden der Cynareen, in den Gelenken von Mimosa u. s. w. ausgenutzt und im Princip z. B. auch in den Wirkungen, welche, in Folge periodisch zunehmender und abnehmender Feuchtigkeit, Wurzeln gegen den umgebenden Boden zur Geltung bringen. Wie trotz des angestrebten Hin- und Herganges eine einseitige Fortbewegung herauskommen kann, mögen auch die sich einbohrenden Grannen von Hafer, Erodium u. s. w. versinnlichen, in welchen die Energie freilich Quellungskräften in den Wänden todter Zellen entstammt[1]).

Die nöthige periodische Turgorschwankung und der Wiedergewinn von Energiepotentialen ist, wie schon (p. 221) hervorgehoben, auf verschiedene Weise erreichbar. So durch Variation in der osmotisch wirksamen Substanz, wie auch, ohne substantielle Aenderung in letzterer, durch Wasserentziehung vermittelst Plasmolyse oder Transpiration. In letzterem Falle wird, ohne primäre Temperaturdifferenz, vermöge des Wärmeconsums in der Dampfbildung, Wärme in Arbeit übergeführt (p. 170) und wie beim Alterniren einer solchen Senkung der Turgorkraft mit einer Erhebung derselben durch Wasserzufuhr, würde auch z. B. bei abwechselnder Einwirkung von Seewasser und Flusswasser auf eine Zelle eine dauernde Arbeitsthätigkeit durch diese erreichbar sein[2]).

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 279.

2) Nach diesen Principien wären also auch Betriebskräfte ohne Heizung praktisch dann gewinnbar, wenn es gelingen sollte, entsprechende Apparate, die

Für die Aussenleistung ist zunächst nur die Realisirung einer abwechselnden Verlängerung und Verkürzung in Betracht zu ziehen. Dieserhalb darf hier auch auf die mannigfachen Studien über äussere Muskelarbeit reflectirt werden, welche für die Leistung animalischer Organismen von besonderem Interesse ist. Uebrigens erfolgt auch in den ruhenden Staubfäden der Cynareen eine Verlängerung annähernd proportional zu dem ziehenden Gewichte. Die Energie, mit welcher eine Verkürzung angestrebt ist, erreicht in Pflanzen gleiche Werthe wie im Muskel. Denn die Muskelkraft entspricht 1 bis 10 kg pro qcm[1]), während zur Aequilibrirung der im Reiz ausgelösten Energie in Mimosa und Cynareen bis über 5 kg pro qcm erforderlich sind und bei plasmolytischer Einwirkung auf die Gewebe kann die erzielte Verkürzungskraft 10 kg überschreiten.

Mit der Rückführung der Bewegung auf den Antagonismus der voll elastischen Zellhaut und der sich activ ändernden Turgorkraft sind die beiden nächsten Factoren der Bewegungsmechanik der dem Typus der Cynareenstaubfäden sich anschliessenden Vorgänge voll erkannt. Eine neue Frage ist es, wie im Näheren die nöthige Turgorschwankung erzielt wird, und dass dieses Ziel verschieden erreicht werden kann, ist schon genügend hervorgehoben[2]). Eine gleich vollständige Einsicht in die nächsten Factoren und Energiequelle der Muskelbewegungen ist noch nicht gewonnen[3]). Uebrigens wird die Besprechung der Bewegungen von Cilien und anderen Plasmakörpern (Kap. 8) noch Veranlassung geben, auf andere Vermittelungen von Bewegungen hinzuweisen.

Zur Erreichung einer Wurf- oder Schleuderkraft ist eine schnelle Bewegung nothwendig. Eine solche wird u. a. in den Reizbewegungen von Cynareen, Mimosa u. s. w., jedoch auch durch

---

für die osmotisch wirkenden Stoffe impermeabel sein müssen, zu construiren, welche bei genügenden Dimensionen schnelle Bewegungen ausführen. Eine 1 proc. Lösung von Chlornatrium hat eine osmotische Leistung von ungefähr 20 Atmosphären.

1) HERMANN, Handbuch d. Physiologie, Bd. I, 1879, p. 64.

2) Vergl. auch PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 323.

3) Vgl. HERMANN, l. c., p. 241.

Spannung erreicht, welche z. B. in den Staubfäden von Parietaria durch Wachsthumskräfte erzeugt werden[1]).

Die Frage, in wie weit die in einer Reaction für Aussenarbeit disponible Energie in einer Wurfbewegung in lebendige Kraft umgesetzt werden kann, soll hier nur kurz berührt werden. Nähere Erörterungen über dieses Thema findet man übrigens mit Bezug auf den Muskel in der schon citirten Literatur.

Vollständige Verwandlung in lebendige Kraft erfordert vollkommenste Elasticität und ist deshalb in Pflanzen nicht erreichbar. Denn einmal verstreicht, selbst bei den schnellsten Reizbewegungen, eine gewisse Zeit bis zur Ausführung der Reaction und bis zur Entwickelung der Gesammtheit der treibenden Kraft und zudem sind organische Gewebe im Allgemeinen nicht in idealer Weise elastisch[2]). Kommt wegen des erstgenannten Umstandes zu Beginn nicht die volle Triebkraft zur Geltung, so geht ferner ein Theil dieser für innere Reibungen u. s. w. verloren (wie z. B. beim Auspressen von Wasser aus Zellen, resp. beim Eintrieb dieses) und für diese Zwecke wird im Allgemeinen mit zunehmender Bewegungsschnelligkeit vermehrte Energie gefordert.

---

1) Beiläufig sei hier Pleurocarpus mirabilis A. Br. erwähnt, dessen Fäden durch Inductionsschläge (GARDINER), übrigens auch durch verschiedene andere Wirkungen, einen Zerfall in der Weise erfahren, dass die lebenden Zellen mit der Separation auf eine gewisse Strecke auseinanderfahren. Es beruht dieses darauf, dass die Querwände, wie bekanntlich vielfach in Algen, sich spalten, die Seitenwand aber, mindestens aber die Cuticularschicht dieser, in Continuität bleibt. Reisst diese Seitenwand nun plötzlich ein, so wird durch das bekannte, hier sehr schnelle Hervorwölben der Querwand die Kraft für das Auseinanderschleudern gewonnen, welches also von der Turgorspannung abhängt. Wie GARDINER (Annals of botany, Bd. I, p. 365) für diese einfache Mechanik eine active Contractionsthätigkeit des Protoplasten als einzig mögliche Erklärung fordern kann, ist schlechterdings nicht zu verstehen. Die Inductionsschläge haben hier nur die Bedeutung auslösender mechanischer Zerrungen und wie solche rufen sie z. B. auch die Explosion der Früchte von Impatiens hervor. Diese, sowie das Auseinanderfahren der Zellen von Pleurocarpus fordert natürlich gewisse Turgescenz und deshalb hört mit genügend plasmolytischer Einwirkung auch das Zerfallen von Pleurocarpus durch Inductionsschläge auf, während eine mechanische Zugkraft auch dann noch eine Trennung der Zellen erreichen kann. Näheres über diesen Vorgang, sowie über die zerfällende Wirkung von Chloroformwasser etc., werde ich vielleicht bei anderer Gelegenheit mittheilen.

2) Vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 13. — Auch Kautschuk ist nicht ideal elastisch. Siehe z. B. LEHMANN, Molekularphysik, 1888, Bd. I, p. 530.

Selbst im günstigsten Falle wird die zur Beschleunigung einer Masse nutzbare Energie hinter dem vollen Werth der Aussenarbeit zurückbleiben. Es ist übrigens leicht zu ersehen, dass verschiedene Umstände einen thunlichst hohen Gewinn von lebendiger Kraft aus der nach aussen wirksamen Energie begünstigen. So muss es z. B. vortheilhaft sein, wenn der Beginn einer Reizbewegung bis zur vollen Entwickelung der Triebenergie gehemmt wird und wenn während der Bewegung Abfuhr und Zufuhr von Wasser möglichst erleichtert sind.

VII. Blicke auf die Wachsthumsmechanik.

Nachdem die Wachsthumsmechanik mit Bezug auf die verschiedenen energetischen Möglichkeiten erörtert ist, dürfte es geboten sein, in Kürze zu zeigen, in wie weit unsere Kenntnisse erlauben, das wirkliche Geschehen in der Pflanze zu präcisiren. Bei diesen Betrachtungen werde ich mich indess wesentlich an die Energetik halten und es liegt weder in meiner Absicht, die Wachsthumsmechanik allseitig zu beleuchten, noch die gesammte Literatur kritisch zu sichten [1].

Lassen sich bei Rücksichtnahme auf die unmittelbar mitspielenden Factoren auch nur gewisse der erörterten Möglichkeiten (p. 216) ausschliessen, so ist mit solcher Einengung immerhin ein Fortschritt gewonnen. Thatsächlich ist aber erweisbar, dass, wenigstens vielfach, die Bedingung für Flächenwachsthum eine Veränderung in der Zellwand ist, wobei aber zunächst zweifelhaft bleibt, ob diese Veränderung in einem Wechsel der Cohäsion oder in activem Wachsen besteht, ob also die Wachsthumsarbeit durch Turgorkraft oder durch Imbibition, resp. Quellung geliefert wird (p. 217). In allen diesen Fällen soll indess von Variabilität der Haut geredet werden, im Gegensatz zu Constanz der Zellwand, welche letztere somit bei einer ohne Cohäsionswechsel erzielten plastischen Dehnung vorliegen würde.

Eine Variabilität der Haut ist jedenfalls nothwendig, sobald die

1) Ausser der Behandlung des Themas bei Pfeffer, Physiologie, 1881, Bd. II, p. 46 und Zimmermann, Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle, 1887, p. 153, 203, findet sich auch die neuere Literatur gut zusammengestellt bei Askenasy, Ber. d. bot. Gesellsch., 1890, p. 85.

zur Verfügung stehende Kraft für plastische Dehnung der invariablen Haut unzureichend ist. Ein solches Verhältniss aber wird, wie ich[1]) schon vor Jahren betonte, damit erwiesen, dass mit Entziehung des Sauerstoffs die Turgorkraft fortbesteht, das Wachsthum aber sofort sistirt wird. Eine neuerdings vorgenommene Prüfung ergab, neben der Bestätigung dieser Thatsache, noch speciell, dass ohne Sauerstoff eine Verdickung oder allgemein eine Cohäsionszunahme der Haut nicht eintritt, dass ferner ein Wachsthum unter diesen Umständen auch dann ausbleibt, wenn die normal wirksame Turgordehnung durch künstlichen Zug erheblich, um Werthe bis zu 1,2 Atmosphären, vermehrt wird.

Ich halte es nicht für nöthig, diese Versuche, welche wesentlich von meinem Assistenten Herrn Dr. KLEMM durchgeführt wurden, im Einzelnen zu beschreiben. Im Wesentlichen wurde durch abwechselndes Evacuiren und Zuleiten von Wasserstoff, oder auch durch einen Wasserstoffstrom allein, für schnelle und vollständige Verdrängung des Sauerstoffes gesorgt[2]). Die Biegungsfestigkeit fiel dann sogleich, sowie nach 1 oder 24 Stunden im sauerstofffreien Raum gleich aus wie zuvor und nach dem erneuten Zutritt von Sauerstoff[2]). Zu den Versuchen dienten namentlich lebhaft wachsende Keimstengel von Helianthus, Phaseolus, Sinapis, doch auch Wurzeln von Vicia faba. Die Bestimmung der Biegungselasticität geschah in üblicher Weise[3]) und theilweise unter Anbringen eines mässigen Gewichtes, um die abzulesende Ausbiegung zu vergrössern.

Ferner wurde durch ein angehängtes Gewicht ein Längszug auf gutwachsende Keimstengel von Lupinus, Helianthus, Sinapis und die Keimwurzel von Faba ausgeübt. Nach sofortiger Verdrängung des Sauerstoffes ergab die genaue Messung (mittelst Messfernrohr) an angebrachten Marken den Mangel jeder Verlängerung, während nach Zutritt von Sauerstoff Wachsthum wiederkehrte. Mit Berücksichtigung des Querschnittes der Objecte berechnete sich als Aequivalent eine mechanische Zugkraft bis zu 1,2 Atmosphären, durch welche also die normal zwischen 4 bis 7 Atm. betragende Turgorkraft gleichsinnig unterstützt wurde. Bei genügend schneller Verdrängung des Sauerstoffes kommt die Reizwirkung des Zuges nicht zu Stande (vgl. p. 229). Uebrigens ergiebt sich ein gleiches Resultat, wenn die Zugwirkung durch geeignete Einrichtung erst nach Verdrängung des Sauerstoffes in Wirksamkeit

---

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 59.

2) Unter gleichen Umständen verharren auch die Staubfäden von Centaurea jacea auf constanter Länge. Bei der grossen elastischen Dehnbarkeit der Zellhaut würde aber eine sehr geringe Turgorsenkung eine der mikroskopischen Messung nicht entgehende Verkürzung bewirken.

3) Vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 184.

gesetzt wird. Das Verhalten noch höher gesteigerter Dehnkraft war für unsere Fragen nicht zu berücksichtigen, übrigens sind dann die auch aus dem Gewebeverband entspringenden Verhältnisse für die Verlängerungen zu beachten [1]).

Aus der constanten Biegungselasticität folgt, dass mit Hemmung des Wachsthums im sauerstofffreien Raume Turgorkraft und Wandwiderstand constant bleiben. Entsprechend war unter diesen Umständen eine Veränderung der Wandstärke mikroskopisch nicht wahrzunehmen. Auch ergaben plasmolytische Untersuchungen, in denen freilich Sauerstoff zu den Schnitten wieder Zutritt fand, einen unveränderten Turgorwerth.

Mit diesen Thatsachen wird erwiesen, dass die mit Sistirung der vollen Lebensthätigkeit invariable Haut weder durch die normal wirksame Turgorkraft, noch durch einen erheblich gesteigerten Zug über die Elasticitätsgrenze gedehnt wird [2]). Denn fände plastische Dehnung statt, so hätte in dem sauerstofffreien Raume die gleiche Spannung sich nicht erhalten, resp. hätte bei dauernder Zugkraft eine, und zwar mit zunehmender Verdünnung der plastisch verlängerten Haut beschleunigte, bleibende Verlängerung eintreten müssen. Ist folglich für Erzielung von Flächenwachsthum ein von der Lebensthätigkeit abhängiger Einfluss auf die Zellwand nothwendig, so lässt sich aus obigen Erfahrungen nicht präcisiren, ob dieser Einfluss auf eine Steigerung der Plasticität oder ein actives Wachsthum der Haut, resp. auf Combinationen beider, hinausläuft.

Obige Schlussfolgerung scheint auf die Mehrzahl der Wachsthumsvorgänge, auch auf geotropische und analoge Reizkrümmungen, ausgedehnt werden zu dürfen. Wenigstens spricht dafür, dass bei Aëroben mit Entziehung des Sauerstoffes das Wachsthum sistirt wird, ohne dass dabei — so lange nicht pathologische Phänomene eintreten — Symptome auf eine Abnahme der Turgorkraft oder eine Zunahme der Wanddicke deuten. Doch dürfen diese Schlüsse nicht ohne Weiteres verallgemeinert werden und möglicherweise kommt in concreten Fällen Wachsthum (ohne Variation der Haut) durch Dehnung über die Elasticitätsgrenze, zu Stande. Specifisch verschiedene Plasticität der Zellwände (z. B. des Collenchyms) ist in der That bekannt [3])

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 17.

2) Versuche an plasmolysirten oder getödteten Sprossen stossen auf verschiedene Bedenken und Schwierigkeiten. Doch stehen die so gewonnenen Resultate mit unseren Schlüssen in Einklang; vgl. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 60.

3) Vgl. Pfeffer, Physiol., Bd. II, p. 11.

und so wäre auch beim Wachsen in derselben Pflanze ein gleichzeitiges Zusammenwirken plastischer Dehnung der invariablen Haut mit anderer Wachsthumsvermittelung möglich. Eine solche Combination ist freilich in den behandelten Versuchen ausgeschlossen, da die Resultante zu einer Verlängerung geführt haben müsste. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass bei genügend gesteigerter Zugkraft plastische Dehnung der invariablen Haut in Objecten erreicht wird, in welchen dieser Vorgang bei normalem Wachsthum nicht mitwirkt.

Mit dem Nachweis unzureichender Energie ist auf streng physikalischem Boden ein vollgiltiger Beweis gegen ein Wachsthum durch plastische Dehnung der invariablen Zellwand erbracht, ein Beweis, der sicherer und zwingender ist als andere Gründe, die mit mehr oder weniger Recht gegen eine solche Wachsthumstheorie zu Felde geführt werden.

Somit sind alle Wachsthumstheorien unhaltbar, welche die plastische Verlängerung der invariablen Zellwand zur Voraussetzung haben. Eine solche Annahme wurde u. a. mit Vorsicht von SCHMITZ gemacht. Allgemein aber lässt WORTMANN[1]) aus dem Antagonismus von wirksamer Dehnkraft (Turgorkraft) und dem durch Verdickung regulirten Widerstand der Zellwand Verlauf, Beginn und Hemmung des plastischen Flächenwachsthums der qualitativ invariablen und inactiven Haut zu Stande kommen. Da WORTMANN ausdrücklich Qualitätsänderung und active Verlängerung der Haut ausschliesst, allen veränderten Widerstand also von der Hautdicke abhängen lässt[2]) und allein die Turgorkraft für die Flächenvergrösserung verantwortlich macht, so ist solches Wachsthum im physikalischen Sinne nur durch Dehnung über die Elasticitätsgrenze erreichbar (vgl. p. 217). Für diese Begriffsbestimmung ist jedenfalls ohne Bedeutung, ob die gleichzeitige Massenzunahme in einer Zellhaut oder in einem Bleidrahte den Querschnitt unverändert erhält und dadurch bei gegebener Zugkraft die Möglichkeit, Ausgiebigkeit und Schnelligkeit der plastischen Dehnung regulirt. Ich glaube dieses hervorheben zu sollen, da Be-

1) Bot. Zeitung, 1889, p. 229, 453 und die hier citirten übrigen Arbeiten WORTMANN'S.

2) WORTMANN (l. c. p. 301, 303) nimmt Appositionswachsthum an. Doch kommt es für das hier zu behandelnde Princip nicht auf den Zuwachsmodus der Zellhaut an.

merkungen Wortmann's[1]) den Eindruck machen, als ob dieser Autor anderer Ansicht wäre.

Wurde das Verhalten im sauerstofffreien Raum auch schon früher (1881) in gleichem Sinne interpretirt, so finden diese Thatsachen doch bei Wortmann keine Beachtung, obgleich sie seiner Theorie den Boden rauben. Ueberhaupt hat Wortmann in dem Streben, Alles auf die genannten näheren Factoren zu reduciren, nur auf Grund von Thatsachen argumentirt, welche bei allseitiger objectiver Erwägung mindestens gleich gut mit einer anderen Wachsthumstheorie vereinbar sind, und hat sich nicht bestrebt, die Schwierigkeiten zu beseitigen, welche seiner Theorie aus anderweitigen Erfahrungen bereitet werden.

Mit mehr oder weniger Recht sind denn auch von mehreren Forschern[2]) verschiedene Einwände gegen Wortmann's Theorie zu Felde geführt, von denen aber zur Zeit keiner absolut und so zwingend beweisend ist, wie das Experiment, auf dem wir hier fussten. Ausser meinem Plane liegt es aber, hier Wortmann's und die gegen seine Theorie gerichteten Argumentationen im Einzelnen kritisch zu beleuchten, vielmehr beschränke ich mich darauf, im Folgenden einzelne Punkte herauszugreifen, welche sich der Wachsthumsenergetik unmittelbar anreihen. Allgemein mag hier darauf hingewiesen sein, dass die auf vitalen Erfolgen basirenden Discussionen sehr gewöhnlich deshalb nicht eindeutig und für eine bestimmte Wachsthumstheorie unbedingt beweisend sind, weil jene Erfolge als Resultante aus den ihrem Eingreifen und ihrem Werthe nach unbestimmten, dazu variablen Factoren entspringen. Ein gleiches Endziel kann sich aber aus verschiedenen Combinationen ergeben und wenn man in beliebiger Weise Regulationen, Correlationen und anderweitige Unterstützungen voraussetzt, ist schliesslich auch mit den beiden von Wortmann allein in Betracht gezogenen Factoren eine bunte Mannigfaltigkeit von Erfolgen erreichbar. Gerade weil bei nachweislichem Ausschluss von

---

1) l. c., p. 303.

2) Ausser den Schriften von Zimmermann, Krabbe u. s. w. (die sich bei Askenasy (Berichte d. bot. Ges., 1890, p. 85) citirt finden, sei noch hingewiesen auf: Noll, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg, 1888, p. 496; Godlewsky, Anzeiger d. Akad. d. Wissenschaften zu Krakau, Juni 1889 u. Juni u. December 1890; Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie d. Pflanzenzelle, 1891, Heft II, p. 160; Fr. Darwin, Adress to the biolog. sect. of the british association, 1891.

anderen Variablen diese beiden Factoren in ihrem relativen Werthe controlirbar sind, gewinnt das Experiment im sauerstofffreien Raume die nur eindeutige Beweiskraft.

Bei ungehemmter vitaler Thätigkeit erzielt eine äussere mechanische Zugkraft eine Reizwirkung, welche eine vorübergehende Retardirung des Wachsens, Verdickung von Zellwandungen und theilweise oder vielleicht immer eine Erhöhung der Turgorkraft veranlasst[1]). Eine Wachsthumshemmung erfolgt hier, obgleich zunächst die wirksame Dehnung der Zellhaut bei Anhängung eines grossen Gewichtes sehr erheblich gesteigert wird. Spricht demgemäss diese Erfahrung augenscheinlich gegen WORTMANN's Theorie, so lässt sich doch nicht verkennen, dass durch die ziemlich bald beginnende regulatorische Verdickung der Haut und durch die Anschwellung des Turgors verwickeltere Verhältnisse geschaffen werden.

Analoge Schwierigkeiten bieten Schimmelpilze, in denen bei Cultur in Salzlösungen der gegen die Wand wirksame osmotische Druck gesteigert wird, die Zellwand aber auch an Dicke zunimmt[2]). Gegen WORTMANN's Theorie spricht allerdings, dass beim allmählichen Verdünnen der Aussenflüssigkeit und der damit erzielten sehr hohen wirksamen Turgorsteigerung anscheinend eine starke Wachsthumshemmung eintritt, späterhin aber üppiges Wachsen beginnt, wenn die Pilze dem verdünnten Medium accommodirt sind, die auf die Zellwand wirksame Turgorkraft also wieder sehr stark abgenommen hat.

Aus einem unbekannten Complex von Variablen resultiren auch das Etiolement und die Retardirung des Wachsens mit Ueberschreitung der optimalen Temperatur. Letzteres Factum ist freilich wiederum, wie ASKENASY[3]) hervorhob, WORTMANN's Theorie nicht

1) Nach den bereits (p. 229) erwähnten Versuchen HEGLER's.

2) Vgl. die p. 229 citirte Arbeit ESCHENHAGEN's. Ferner WORTMANN (Bot. Ztg. 1889, p. 270), welcher analoge Beobachtungen an andern Pflanzen einseitig zu Gunsten seiner Theorie interpretirt.

3) Berichte d. bot. Gesellschaft, 1890, p. 92; GODLEWSKI, Anzeiger d. Akad. d. Wissenschaft. zu Krakau, 1890, p. 175. — Mit der Temperatur steigt (ceteris paribus) der Turgordruck, jedoch nicht ansehnlich. Es ist deshalb nicht zu verwundern, dass bei Temperaturveränderungen von 20° C. nur unsichere Längenänderungen in Staubfäden von Centaurea zu finden waren. Plasmolytisch kann natürlich diese von der Temperatur abhängige osmotische Steigerung nicht gemessen werden. Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 308.

günstig, welche auch in Godlewski's[1]) Studien über das Etiolement keine Stütze findet.

Ist es auch nicht Absicht, hier näher darzulegen, wie bei Interpretationen in unseren Fragen den aus dem Antagonismus von Geweben entspringenden mechanischen Wirkungen und Reizvorgängen öfters nicht die gebührende Rechnung getragen wurde, so dürften doch einige Bemerkungen am Platze sein.

Zunächst möchte ich nochmals daran erinnern, dass in einem positiv gespannten Gewebe die Zellhaut erhebliche Turgordehnung besitzen kann, dass aber ein Mangel der letzteren, sofern er durch Thätigkeit der Zelle selbst erreicht wurde, ein actives Flächenwachsthum der Haut beweisen würde (p. 220, 234). Eine derartige Entspannung ist bis dahin nicht völlig sichergestellt, folgt auch nicht aus der einfachen Existenz von Wandfaltungen, die u. a. auch nach vollendetem Wachsthum der Zelle durch eine von antagonistischen Geweben ausgehende Compression entstehen können. Aus eigener Thätigkeit hervorgehende Entstehung solcher Faltungen vermag wiederum nicht schlechthin einen Beweis für Wachsthum durch Intussusception zu liefern, da auch eine durch Quellungszunahme erzielte locale Flächenvergrösserung zu Ausbiegungen der Zellwand führen kann. Dabei ist zu beachten, dass bei Realisirung einer solchen Ausbiegung in einer zwei gleich turgescente Zellen trennenden Wand eine Arbeit zur Ueberwindung des Turgordruckes nicht zu leisten ist (p. 232).

Ferner wurde schon (p. 228) darauf hingewiesen, dass die in intacten Geweben real wirksame Turgorkraft nicht immer schlechthin durch die nach der plasmolytischen Methode gefundenen isosmotischen Werthe genau bestimmt wird[1]). Ausserdem steht bekanntlich der von der Wandung ausgehende Centraldruck im umgekehrten Verhältniss zum Krümmungsradius, und in einer cylindrischen Zelle nimmt z. B. der Querschnitt, also auch der auf die Seitenwand wirksame

1) l. c., 1890, p. 286. Vgl. dazu Wortmann, Botan. Zeitung, 1889, p. 296.

2) Bei Wortmann (Botan. Zeitung, 1889, p. 265) findet sich die irrige Annahme, dass mit dem Mangel von Vacuolen eine Turgorkraft fehle. Vgl. hierzu Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 297. — Sofern der Turgor von Quellungswirkung im Protoplasma abhängt, ist zu beachten, dass in einem gequollenen Körper die Quellungskraft mit der Wasserentziehung schell ansteigen kann.

Längszug wie das Quadrat des Radius, der wirksame Querschnitt der Wand aber in einem geringern Grade zu. Bei gleicher Wandstärke und Turgorkraft wächst also mit dem Durchmesser der Zelle die für die Dehnung der Wandung oder auch für die Aussenleistung disponible Energiesumme.

Ausser Obigem sind auch noch weitere Verhältnisse für richtige Beurtheilung und Verwerthung der Krümmungsbewegungen in Betracht zu ziehen[1]), aus welchen WORTMANN mehrfach Argumentationen für seine Wachsthumstheorie zu schöpfen suchte. Sehen wir von der Frage ab, ob die Wandungen auf der Concavseite sich allgemein verdicken und ob diese Verdickung Ursache oder Begleiterscheinung der Reizkrümmung ist[2]), so ist doch in jedem Falle klar, dass diese Zellen, sofern sie bei scharfer Krümmung (wie in den Grasknoten[3]) comprimirt werden, eventuell mit der vollen Turgorkraft, oder bei dicker Wand mit noch höherer Energie, den comprimirenden Zellen der activen Convexseite entgegenwirken und einen entsprechenden Theil der Turgorkraft in diesen Geweben äquilibriren. Da aber in den Zellen der Convexseite nach plasmolytischer Bestimmung die Turgorkraft während der Krümmung gleich bleibt, oder sogar etwas verringert wird[4]), so drängt sich natürlich die Frage auf, wie hoch thatsächlich

1) Beiläufig sei hier darauf hingewiesen, dass nach NOLL (Arbeit. d. Würzburger Insituts, 1888, Bd. III, p. 517) bei allmählicher Aufhebung der Turgorkraft durch Plasmolyse die Krümmung zuerst zu-, dann abnehmen soll. Die versuchte Erklärung NOLL's ist, sofern ich den Gedankengang richtig verstehe, physikalisch unrichtig. Möglicherweise liegen der Erscheinung die Ursachen zu Grunde, welche bei zunehmendem Innendruck die Krümmung einer hohlen Metallfeder abnehmen machen (Anwendung im Aneroidbarometer). Besässe die Wandung zugleich hohe Dehnbarkeit, so würde in der That unter gewissen Voraussetzungen mit abnehmendem Innendruck zunächst eine Zunahme, dann eine Abnahme der Krümmunng herauskommen können.

2) Vgl. WORTMANN, Bot. Ztg., 1889, p. 474; NOLL, l. c., p. 526. — Ueber Wandverdickung als Folge von Reiz siehe auch diese Arbeit, p. 245. — WORTMANN hat seine erste Ansicht, nach welcher die Zunahme der Plasmamasse die Ursache einer Wandverdickung wird, fallen gelassen. Vgl. Bot. Zeitung, 1889, p. 487, 491 und diese Abhandlg, Kap. X.

3) Vgl. NOLL, l. c., p. 528; SACHS, Arbeit. d. Würzburger Instituts, 1872, Bd. I, p. 206.

4) WORTMANN, Berichte d. botan. Gesellschaft, 1887, p. 461; NOLL, l. c., p. 511. — Wir haben hier natürlich nur mit der real vorhandenen Turgorkraft

in der Convexseite die Intensität der Turgorspannung der Haut (pro Querschnittseinheit dieser) ausfällt. Soll diese Spannung in der Krümmung nicht sinken, so müssen jedenfalls, unter obiger Voraussetzung, besondere Combinationen mitspielen, auf die, wie überhaupt auf diese ganze Frage, Wortmann z. B. keine Rücksicht genommen hat.

Obige und andere Erwägungen sprechen nicht zu Gunsten von Wortmann's Theorie und es ist einleuchtend, dass bei gleichzeitiger Variabilität der Haut zur Erreichung der mannigfachen Erfolge im Wachsthum vielseitigere Mittel zur Verfügung stehen, aus deren verschiedenem Zusammenwirken die mannigfachen specifischen Gestaltungen besser erreichbar erscheinen[1]). Alle tiefere causale Aufhellung vitaler Vorgänge weist auch immer darauf hin, dass nicht enge Beschränkung, sondern gerade eine je nach den Bedürfnissen variable Inanspruchnahme verschiedener Mittel dem Wesen des Organismus entspricht. Demgemäss kann sehr wohl einem äusserlich ähnlichen Erfolge ein Complex verschiedener innerer Ursachen zu Grunde liegen (p. 223) und das ist z. B. in Bezug auf die endliche mechanische Vermittlung bei den Krümmungsbewegungen mit und ohne Wachsthum der Fall.

Wir müssen uns eben, wieso oft, bescheiden, zur Zeit eine volle causale Zergliederung der das Wachsthum bedingenden und entscheidenden Factoren nicht geben zu können. So wissen wir auch nicht, warum in gegebenen Fällen Wachsthum beginnt oder zum Stillstand kommt, wenn z. B. winterliche Ruhezeit eintritt. Für diese wie für den Verlauf der grossen Periode sind aber sicher nicht allein die von Wortmann in Betracht gezogenen beiden Factoren entscheidend, wie schon mit deren Unzulänglichkeit für die Erklärung des Wachsthums selbst gekennzeichnet ist.

Eine richtige Regulation ist überhaupt zur Erreichung zweckentsprechender Thätigkeit unerlässlich und muss ebenso, wie schon

---

zu rechnen, nicht mit der bei der Hemmung des Wachsens eintretenden Anschwellung des Turgors in der Convexseite, vgl. p. 226.

1) In diesem Sinne ist auch in meiner Physiologie (Bd. II, p. 57) die Wachsthumsmechanik behandelt. Auch wurden die oben behandelten näheren Factoren im Princip schon in Betracht gezogen, womit nicht gesagt sein soll, dass in der concreten Deutung die richtige Combination und Werthschätzung getroffen ist. Das Wesen von Wortmann's Theorie besteht auch nicht in der Rechnung mit neuen Factoren, sondern in der einseitigen Rücksichtnahme auf nur zwei Grössen.

(p. 217) betont wurde, für jede Wachsthumstheorie gefordert werden. In dieser Hinsicht hat WORTMANN's Theorie also nichts voraus, bietet aber unter Umständen weitere Schwierigkeiten. Denn wird z. B. in einem wachsenden Organ durch entsprechenden mechanischen Zug die Spannung der Haut plötzlich und dauernd gesteigert, so würde damit eine mit der Verlängerung, d. h. mit der daraus sich ergebenden Verdünnung der Haut, beschleunigte plastische Dehnung eintreten, sofern nicht sehr schnell die Wand in genügender Weise verdickt wird. Wirkt aber eine Variation der Haut mit, welche irgendwie die Bedingung für eine jeweils nur begrenzte Verlängerung von Augenblick zu Augenblick schafft, so bedarf es nur des Aufhörens solcher Thätigkeit, um sofort einen Stillstand des Wachsthums, trotz vermehrter Dehnkraft, herbeizuführen.

Näheres über die als nothwendig geforderte Variation in der Zellwand ist, wie schon bemerkt, aus den derzeitigen Versuchen im sauerstofffreien Raume nicht abzuleiten [1]). Zweifellose Entscheidungen erlauben auch andere Erfahrungen nicht, nach welchen indess wahrscheinlich Vorgänge verschiedener Art eine Rolle spielen. So ist actives Wachsen durch Intussusception oder auch Quellung in bestimmten Fällen wahrscheinlich, doch dürfte auch plastische Dehnung in Folge anderweitiger Veränderungen in der Haut vorkommen. Denkbar sind solche die Cohäsion der Wandung beeinflussende Veränderungen in sehr verschiedener Weise und gleichviel ob sie dauernder oder rückgängiger Natur sind, können sie sehr wohl durch den lebenden Organismus so regulirt werden, dass immer nur begrenzte plastische Verlängerung eintritt und die Continuität dieser Verlängerung durchaus von der Fortdauer der vitalen Beeinflussung abhängt.

Chemische und physikalische Qualitätsänderungen der Haut spielen bekanntlich vielfach und in verschiedenem Sinne eine Rolle im Dienste der Pflanze [2]). Es genüge hier die Erwähnung von Verkorkung, Verholzung, Verschleimung, Lösung u. s. w. Ferner mag die Bildung von Intercellularen (ebenso gleitendes Wachsthum) daran erinnern,

1) Wie weitere Berücksichtigung der Leistungen zu Schlussfolgerungen führen kann, ist u. a. p. 219 angedeutet.

2) WORTMANN (Bot. Zeitung, 1889, p. 246, 297) nimmt mit Unrecht an, dass eine Veränderuug in der Qualität der Zellhaut unter dem Einfluss des lebenden Protoplasmas etwas Unwahrscheinliches habe.

dass die Cohäsionsverminderung (Verschleimung oder Lösung) in der Mittellamelle das Mittel bietet, um durch Turgorkraft oder andere mechanische Kräfte partielle oder auch totale Trennung der Zellen zu ermöglichen. Wie diese, so treten auch andere wahrnehmbare Veränderungen oft mehr oder weniger localisirt auf und Gleiches ist natürlich zum Zwecke der Wachsthumsregulation für die unbekannten hypothetischen Eingriffe denkbar. Falls solche Wandvariationen mitspielen, können sie ebensowohl in verschiedener Weise erreicht werden, wie die sichtbaren Veränderungen der Haut, welche u. a. in concreten Fällen durch Enzyme oder auch durch Intussusception fester Partikel erzielt werden.

Fraglich ist auch, in wie weit in dem Wachsthum der Zellhaut Intussusception mithilft. Die Thatsächlichkeit dieses Wachsens ist für bestimmte Fälle nicht zu bezweifeln[1]) und auch Strasburger ist zu dieser Anschauung gekommen, nachdem er zuvor in extremer Weise nur Appositionswachsthum gelten liess. Aus der unzweifelhaften Existenz dieses in concreten Beispielen kann sicher nie alleinige Herrschaft von Appositionswachsthum gefordert werden[2]), das sehr wohl auch vereint mit Intussusception in gewissen Wachsthumsvorgängen thätig sein mag.

Im Princip ist übrigens die Einlagerung eines jeden Fremdkörpers (wenn man will auch schon des Wassers) eine Massenzunahme durch Intussusception. Zugleich demonstrirt direct die nachträgliche Ausbildung von Krystallen aus Calciumoxalat in gewissen Zellhäuten[3]),

---

1) Neben der früher cit. Literatur sei hier noch hingewiesen auf Correns Flora 1889, p. 298; Strasburger, Ueber Wachsthum d. vegetab. Zellhäute, 1889, p. 173. — Die übrige Literatur ist an diesen Stellen citirt. — Dass das nicht seltene Zersprengen äusserer Hautlamellen in keiner Weise den Modus des Flächenwachsthums in den real wachsenden Lamellen kennzeichnet, dürfte jetzt wohl nicht mehr besonders zu betonen sein.

2) In diesem Sinne ist die Frage auch von mir schon in Physiologie, Bd. II, p. 57 behandelt und es ändert im Wesen der Sache nichts, dass inzwischen Appositionswachsthum für concrete Fälle besser constatirt wurde. Auf den Unterschied von lamellärer und molekularer Apposition habe ich hier nicht Rücksicht zu nehmen, möchte aber daran erinnern, dass sehr wohl Bindeglieder zwischen diesen beiden Gegensätzen denkbar sind.

3) Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper, 1890, p. 179; H. C. Müller, Entstehung von Kalkoxalatkrystallen in Zellmembranen, Leipz. Dissertat. 1890.

wie durch die Krystallisationskraft genügende Energie für ein bleibendes Auseinandertreiben der Zellhauttheilchen geliefert wird, denn diese verharren nach Weglösen des Krystalls im Wesentlichen in der ihnen aufgedrängten Lage.

Durch welchen Complex von Factoren innerhalb der Zellhaut die Incorporation von Cellulose zu Stande kommt, mag es sich um Neubildung oder um Wachsthum von Micellen handeln, entzieht sich zur Zeit der Beurtheilung. Da aber eine zureichende physiologische und chemische Basis mangelt, muss man sich hüten, voreilig Forderungen im positiven oder negativen Sinne zu stellen. Die Sache liegt übrigens ganz analog, falls es sich bei Appositionswachsthum um Ausscheidungen handelt und wenn jenes durch Metamorphose von Plasmatheilen oder durch Herbeiführung fester Partikel vermittelt wurde, bleibt die Causalität dieser Metamorphose ebenfalls eine offene Frage.

Jedenfalls muss bei nachträglicher Bildung der Gallertscheide von Zygnema[1]) das nöthige Material die Zellwand entweder in Gallertsubstanz durchwandern oder an der Oberfläche der Zellwand metamorphosirt werden. Immer aber liegt es nahe, dass solches Material auch zu Intussusceptionswachsthum, nöthigenfalls unter Umbildung in die ohnehin verwandte Cellulose, verwandt werden mag. Nachweislich dringen übrigens colloidale Körper, auch wenn sie keine eigentliche Lösung bilden, auf kleine Strecken in merklicher Weise in die Zellwand, doch bleibt es deshalb fraglich, ob so oder als Lösung das Wachsthumsmaterial in die Wand gelangt. Auch lässt sich nichts darüber sagen, ob zur nähern Einverleibung von Cellulose ein tieferer chemischer Umsatz nöthig ist oder nicht. Vergessen darf man auch nicht, dass sehr wohl Structur und Qualität der Haut, die selbst wieder im Leben Variabilität zulassen, wesentliche Factoren in dem complexen Processe sein können[2]). Weiss man doch z. B., dass unter sehr einfachen gegebenen Verhältnissen nur durch bestimmte feste Stoffe Ausscheidung aus übersättigten Lösungen veranlasst wird und dass schon sehr kleine Variationen erheblichen Einfluss auf die Form der sich ausscheidenden Krystalle haben können[3]).

---

1) KLEBS, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen, 1886, Bd. II, p. 413.

2) Vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 54.

3) Vgl. OSTWALD, Lehrb. d. allgem. Chemie, II. Aufl., Bd. I, 1891, p. 940, 1039, 1043.

Erreicht offenbar die Energie solcher Ausscheidungskraft, wie früher (p. 175) bemerkt, gegenüber der Turgorkraft sehr hohe Werthe, so ist deshalb doch denkbar, dass die Turgordehnung in der Vermittlung des Intussusceptionswachsthums Bedeutung hat[1]. Weil aber die Turgescenz auch als formale Bedingung für geeignete Thätigkeit in Betracht kommen kann, ist obige Frage nur unter gewissen Umständen sicher entscheidbar (vgl. p. 219).

Die Vorgänge im Zellsaft, die Einwirkung von Pilzen auf Zellwände u. s. w. lehren unmittelbar, dass ausserhalb, aber in Abhängigkeit vom lebensthätigen Protoplasmakörper, mannigfache und wichtige Reactionen und Metamorphosen erreichbar sind. In dieser Erwägung ist zum Verständniss von Wachsthum und Veränderungen der Wandung die Durchdringung der Zellhaut mit lebendigem Protoplasma kein nothwendiges Postulat[2]. Wiesner, welcher solche

---

1) Anscheinend liegt ein solcher Fall beim Flächenwachsthum gewisser Niederschlagsmembranen vor. Pfeffer, Physiologie, Bd. I, p. 37.

2) Hiermit will ich, wie ich nachdrücklich betone, nur sagen, dass alle bisherigen Erfahrungen eine Durchdringung der Zellhaut mit lebendem Plasma nicht beweisen und fordern. In Abhängigkeit von dem lebensthätigen Protoplasten erscheint in der That alles reale Geschehen in der Zellhaut recht wohl möglich, und wohl zu beachten ist, dass der gegebene Complex in der Haut in allen Wirkungen und Wechselwirkungen stets ein mitwirkender Factor ist, dass auch, wie aus Gesagtem sich leicht ergiebt, ein actives Wachsen der Haut eine besondere Vitalität in dieser selbst nicht fordert. Da aber ohne Mitwirkung des Protoplasten vitale Vorgänge in der Zellhaut unbekannt sind, so dürfen wir, auf dem Boden derzeitiger Erfahrung, die Zellhaut correcterweise als ein für sich nicht lebensfähiges Organ des Protoplasten ansprechen, in welchem aber im Vereine mit letzterem (so gut wie in der Vacuolenflüssigkeit) sich sehr mannigfache Vorgänge im Dienste des lebendigen Organismus vollziehen. So wie die Befähigung zu bestimmten Functionen, kann deshalb die Zellhaut unter solchem Einfluss dauernd specifische Eigenschaften bewahren, welche mit dem Tode des Protoplasten erlöschen. Bei solcher Auffassung müssen also, was gerne übersehen wird, die Haut einer lebendigen und todten Zelle (im statischen Zustand) nicht von allseitig identischer Qualität sein. Für unsere energetischen Betrachtungen ist es in principieller Hinsicht nicht besonders wichtig, wie die Zellhaut aufgefasst wird und unsere allgemeinen Betrachtungen sind z. B. auch ebenso für den Fall berechnet und verwendbar, dass die Zellhaut durch Metamorphose von Plasma oder durch Secretion aus dem Protoplasten gebildet, resp. fortgebildet wird.

In Wiesner's Argumentationen (Organisation d. Zellhaut, 1886, Separatabd. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. und das inzwischen erschienene Werk: Die Elementarstructur, 1892. — Vgl. auch p. 156, Anmerkung) vermag ich irgend einen

Durchdringung annimmt, hat für diese Hypothese jedenfalls keinen stichhaltigen Beweis erbracht und STRASBURGER[1]), der sich neuerdings an WIESNER anlehnt, giebt zu, dass ein Nachweis des Protoplasmas in der Zellhaut nicht gelungen ist. Die bekannten, die Zellwand durchziehenden Plasmafäden kommen aber für die principielle Frage nicht in Betracht, da sie wohl die Angriffspunkte vermehren, jedoch die Forderung nicht verschieben, dass Intussusception und andere Vorgänge in einem gewissen Abstand vom Protoplasten — also kurz gesagt durch Fernwirkung — sich vollziehen müssen.

---

stichhaltigen Grund für die Annahme dieses Autors nicht zu finden, nach welcher ein die Zellhaut durchziehendes lebendes Plasma gleichsam die Kittsubstanz für die Dermatosomen ist, welche letztere im Näheren aus Umbildung von Plasomen hervorgehen sollen. Eine eingehende Kritik kann hier nicht meine Absicht sein und unter Verweisung auf KRABBE (Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, Bd. XVIII, p. 352) und KLEBS (Biolog. Centralblatt, 1886, p. 449) beschränke ich mich darauf, die volle Haltlosigkeit eines Argumentes darzuthun, auf welches WIESNER in Bezug auf dei Organisation der Zellhaut gerade vor Allem entscheidenden Werth legt. Ich meine den Erfolg des sog. Carbonisirens (des Behandelns mit Säure, Wärme etc., vgl. l. c., 1892, p. 160) durch das eine Zerfällung der Wandsubstanz in kleine Partikel erreichbar ist, in welchem eben WIESNER die durch plasmatische Masse zuvor verketteten Dermatosomen sieht. Im Grunde genommen berechtigt diese Zerfällung, wie schon KLEBS (l. c. p. 451) mit Recht bemerkte, durchaus nicht zu solchen Schlüssen. Doch ich kann jede Discussion in dieser Hinsicht sparen, da ganz übereinstimmende Erscheinungen bei gleicher Behandlung künstlicher Celluloselamellen erreicht werden und diese Thatsache dürfte wohl genügen, die Versuche, in genannter Zerfällung den Ausdruck besonderer vitaler Structur zu sehen, aus der Welt zu schaffen. (Die Versuche liess ich durch meinen Assistenten Herrn Dr. KLEMM im Jahre 1890 ausführen.)

Zur Darstellung solcher Cellulosehäutchen wurde leichtflüssiges alkoholhaltiges Collodium in dünner Schicht auf einer Glasplatte ausgegossen und vor vollem Verdampfen des Alkohols in Wasser gebracht. Nach Reduction mit Eisenchlorür (über die Methode vgl. BARANETZKY, Annal. d. Chem. u. Physik, 1872, Bd. 27, p. 220) kann man nöthigenfalls nichtreducirte Nitrocellulose mit Aether entfernen. Auf die nähere Art der Zerfällung und der Gestaltung dieser Collodium-Cellulose-Dermatosomen haben augenscheinlich verschiedene Umstände gewissen Einfluss. So scheint es nicht gleichgiltig, bei welchem Alkoholgehalt die Collodiumhäutchen in Wasser gebracht und ob während des Abtrocknens den Häutchen Spannungen inducirt werden. Und wenn es Interesse hätte, noch weitere Differenzen, wie sie Zellhäute beim genannten Carbonisiren bieten, nachzuahmen, dürften in Beigabe gelöster Fremdkörper zum Collodium, in erneutem Uebergiessen der reducirten oder nichtreducirten Häutchen mit Collodium u. s. w. Mittel geboten sein.

1) Wachsthum d. vegetabil. Zellhäute 1889, p. 170.

Es ist vielleicht nicht überflüssig hier nochmals hervorzuheben, dass, wie auch schon LAMARCK aussprach, Intussusception zum Wesen des Organismus gehört[1]). Denn (ganz abgesehen von der Zufuhr des Wassers und gelöster Substanzen) bedeutet jede Massenzunahme grosser oder kleiner Theile ein Wachsthum und, sofern diese im Innern liegen, in Bezug auf die Umgebung eine Intussusception, mit welcher ein Auseinanderweichen der nächsten Umgebung unvermeidlich verknüpft ist. Demgemäss bedingt jede bleibende Vergrösserung einer Binnenzelle ein Wachsthum durch Intussusception, welches ebenso sich vollzieht, wenn innerhalb einer Zelle Stärkekörner, Krystalle, Vacuolen, gleichviel wie, entstehen oder wachsen; oder auch wenn feste Partikel in das Protoplasma sich eindrängen. Die einzelnen grössern oder kleinern Theile können dabei durch Apposition wachsen und letzterer Modus ist beim Zurückgehen auf kleinste Partikel, auf die untheilbaren und undurchdringlichen Atome, allein zulässig. Wenn also auch die Micellen (wie NÄGELI annimmt) oder wenn Stärkekörner, Zellhaut u. s. w. appositionell wachsen, so ist Intussusception dennoch in Bezug auf die Umgebung im Spiele, und speciell im Protoplasmakörper wird dies unmittelbar durch die sichtbaren Vorgänge demonstrirt und zwar ebensowohl für den ganzen Protoplasten, wie für distincte Organe, auch für diejenigen, welche nur durch Vermehrung aus ihresgleichen entstehen. (Sehr auffällig z. B. bei Stärkebildung im Chlorophyllkorn.) Ich verstehe deshalb auch nicht, wie BÜTSCHLI[2]) für ausschliessliches Appositionswachsthum des Protoplasmas eintreten kann, es sei denn, dass er die Betrachtung immer auf die gerade nicht mit Intussusception arbeitenden Molekülcomplexe beschränkt, also eine willkürliche und unsichere Begriffseinengung für Intussusception fordert, welche weder zweckentsprechend noch historisch gerechtfertigt ist.

VIII. Leistungen in locomotorischen Bewegungen.

Wir halten uns hier allgemein an active locomotorische Bewegungen, sehen also z. B. ab vom Fortschleudern der Sporen, Samen

---

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. II, p. 50.
2) Biologisches Centralblatt, 1888, Bd. VIII, p. 161.

u. s. w. und von passivem Schwimmen. Solche passive Bewegung kann natürlich ebenfalls durch Arbeitsleistung von Seite der lebenden Pflanze bedingt sein, und dies ist z. B. auch dann der Fall, wenn durch Bildung lufterfüllter Intercellularen die nöthige Verminderung des specifischen Gewichtes erzielt und hierdurch eine Pflanze zum Aufsteigen gebracht wird (p. 232).

Als Typen activer Ortsänderung mögen uns die durch Cilien vermittelten Bewegungen der Schwärmzellen und die amöboiden Bewegungen der Plasmodien dienen. Die nächste Bedingung einer Fortschiebung ist bekanntlich die Darbietung eines Stützpunktes durch Wasser oder durch einen festen Körper, denn active Ortsbewegungen mit Luft als Stützpunkt, d. h. dem Fliegen vergleichbare Bewegungen, sind im Pflanzenreich unbekannt. Dieses Fortrücken im Raume wird schon verständlich, wenn man die Bewegungsthätigkeit der Cilien oder anderer Theile als Thatsache hinnimmt; schwieriger, aber wichtiger ist es, das Zustandekommen der Bewegungsthätigkeit im Organismus causal aufzuklären.

Bei Activität von Cilien wird aus der Wirkung dieser gegen das Wasser die forttreibende Componente gewonnen, deren mechanisches Aequivalent im Allgemeinen hinter der gesammten in der Bewegung der Cilien repräsentirten Energie zurückbleibt. Zur näheren Beurtheilung dieses Punktes bedürfte es einer genügenden Kenntniss des Bewegungsvorganges, der nicht einmal nach der allgemein formellen Seite genügend klargelegt ist, übrigens nicht immer derselbe zu sein scheint[1]. So mögen wohl Bewegungen vorkommen, welche, analog wie beim Flimmerepithel, in einem ungleich schnellen Hin- und Hergang bestehen, während andere vielleicht dem Schlängeln einer Schlange vergleichbar sind, oder nach dem Princip der Schiffsschraube wirksam werden.

Die wirksame Componente würde sich auch aus der Bewegungsschnelligkeit, der Masse und dem mit der Verkleinerung steigenden Widerstand des Wassers[2] eruiren lassen. Sehr ansehnlich ist diese Energie nicht, da die Bewegung wohl in Bezug auf die geringe

---

1) Zum Studium dürften sich wohl successive Momentphotographien, bei gleichzeitiger Verlangsamung der Bewegungsthätigkeit, empfehlen.

2) Vgl. NÄGELI, Botan. Mittheilungen, 1881, Bd. III, p. 311.

Grösse des Organismus, nicht aber absolut schnell sind und somit die auf die Masseneinheit bezogene lebendige Kraft geringer ausfällt, als bei schnellen Bewegungen höherer Organismen. Dem Flimmerepithel[1]) mag übrigens die Kraft der Cilien wohl gleich kommen.

In den sich langsam bewegenden Plasmodien wird lebendige Kraft anscheinend in geringerem Grade entwickelt. Vermöge der wenig ansehnlichen Cohäsion vermögen die Plasmodien auch nur mässige Druckleistungen gegen eine einseitige Widerlage auszuüben. In noch geringerem Grade ist solches möglich durch die in Zellhaut eingeschlossenen Protoplasten, welchen als Ganzes ein halbflüssiger Aggregatzustand zukommt[2]).

Sowohl für die Schwingungen um eine Gleichgewichtslage, als auch für dauernde Ortsänderungen ist die Bewegung noch nicht mit Sicherheit auf die nächsten inneren Ursachen zurückgeführt. Irgendwie muss freilich eine entsprechend schnelle active Verschiebung aufbauender Theilchen — mag es sich um Micellen oder höhere Complexe handeln — zu Grunde liegen. Aber es bleibt unbestimmt, ob es sich um ein Auseinanderrücken der Partikel unter Zwischenlagerung von Wasser, oder um Quellung, oder um in anderer Weise erzielte Formänderung der Theilchen, oder um andere Modalitäten und Combinationen dreht[3]). Somit ist auch die nächste Energiequelle nicht zu präcisiren und es muss dahin gestellt bleiben, ob diese etwa auf Oberflächenenergie, Ausscheidungskraft oder Formänderungen von Theilchen durch innere chemische Umänderungen hinausläuft.

Uebrigens stehen wir ebenfalls auf unsicherem Boden, sobald es sich um nähere causale Erklärung activer Veränderungen in der Zellhaut (mit oder ohne Wachsthum) handelt. Nur in so weit eine solche Unbekannte nicht vorhanden ist, oder als gegeben hingenommen wird, gewinnen die Bewegungen hautumkleideter Zellen durch die Zurückführung auf den Antagonismus von Zellhaut und Turgorkraft

1) Vgl. Engelmann in Herrmann's Handbuch d. Physiologie, Bd. I, p. 392.

2) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 262, 272. Ebenda p. 265 finden sich auch Bemerkungen über die Cohäsion der Cilien.

3) Hofmeister sucht z. B. Plasmabewegungen aus Imbibitionsveränderungen, Engelmann aus Formänderungen von Micellen oder Micellverbänden zu erklären. Vgl. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 383.

volle Durchsichtigkeit. Auf analogem Antagonismus zwischen Peripherie und Inhalt kann aber im Allgemeinen die Bewegungsursache in Plasmakörpern nicht beruhen, womit aber eine Mitwirkung des Gegensatzes von Peripherie und Inhalt nicht ausgeschlossen sein soll. In der That scheint solcher Antagonismus in den Bewegungen der Plasmodien eine Rolle zu spielen[1]), doch ist auch in diesen die Ursache der mechanischen Wirkung des inneren flüssigen Plasmas noch nicht genügend aufgeklärt und in jedem Falle fordert der Cohäsionswechsel in der Peripherie, welcher sich hier in wahrnehmbarer Weise abspielt[2]), einen unbekannten Vorgang in der aufbauenden Masse.

Die in Contact des Plasmodiums mit dem Aussenmedium entwickelte Oberflächenenergie ist für die Erzielung der Bewegungen jedenfalls unzureichend. Ob solche Oberflächenenergie die Plasmaströmung in hautumkleideten Zellen betreibt, ist noch vollständig fraglich; positiven Falles aber sind (bei Homogenität des Zellsaftes) dauernde Veränderungen im Plasma nöthig, um fortdauernde Bewegung zu erzielen[3]). Auch für pulsirende Vacuolen, in welchen die osmotische Energie der Vacuolenflüssigkeit einen Factor vorstellt, ist unbekannt, ob Veränderungen des osmotischen Druckes oder Variationen im Plasma die Pulsation bedingen[4]).

Es bleibt Aufgabe der Zukunft, nach causaler Aufhellung der hier angedeuteten Vorgänge zu streben, die z. Th. ähnliche Fragen aufweisen, wie die Contraction des Muskels. Erst mit Erkenntniss der nächsten Energiequellen für die Ausführung der Actionen ist auch das Verhältniss dieser zum Stoffwechsel, einschliesslich der Athmung, zu durchschauen. Wie sich dieses Verhältniss im Allgemeinen für Leistungen durch Oberflächenenergie, Ausscheidungskraft u. s. w. gestaltet, ist an früherer Stelle erörtert.

---

1) PFEFFER, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 276.
2) Ebenda, p. 254.
3) Ebenda, p. 273, 276.
4) Ebenda, p. 336.

IX. Die Betriebsenergie in der Wasserbewegung.

Da die Mechanik der Wasserbewegung noch nicht aufgeklärt ist, lässt sich auch die Betriebskraft nicht präcisiren. Um aber in Anlehnung an die Energetik einige kurzgefasste Betrachtungen anstellen zu können, muss die Bekanntschaft mit dem Problem vorausgesetzt werden, das u. a. bei Godlewski[1]) und Schwendener[2]) in klarer Weise behandelt ist.

Durchsichtig liegt die Energetik nur für den Fall, dass die Wasserbewegung durch eine Senkung des Turgors unter den Gleichgewichtszustand, oder allgemein gesagt, durch eine unvollständige Sättigung mit Wasser bedingt wird. Dann ist natürlich die Wasserbewegung nach den minder turgescenten Zellen gerichtet und anscheinend bedarf es keines anderen Mittels, um z. B. zu bewirken, dass in der Zellkette eines Pilzes aus dem nassen Substrate zu den in Luft befindlichen transpirirenden Theilen Wasser in zureichender Menge befördert wird. Durch die Wasserentziehung vermittelst Transpiration wird hier eben in früher (p. 170, 237) gekennzeichneter Weise das Energiepotential geschaffen, von welchem Betrieb und Ziel der Wasserbewegung abhängen.

Allerdings wird das transpirirende Wasser zunächst der imbibirten Wandung entzogen, die aber ihrerseits Wasser dem Zellinhalt entreisst und so das beiderseitige Gleichgewicht herstellt. Bedingung für dieses ist, dass osmotische Kraft und Imbibitionskraft in Bezug auf die Wasseranziehung gleiche Energie entwickeln; auf diese Relation, nicht aber auf den z. B. je nach Qualität der Wandung verschiedenen procentischen Wassergehalt kommt es hier an. Mit der Abnahme des Wassergehaltes steigt im Allgemeinen die Energie, durch welche Wasser, analog wie durch eine äquivalente Druckkraft, in die Zelle getrieben wird. Und im Wesen der Sache wird nichts modificirt, wenn der maximale Turgescenzzustand in keinem Punkte des Systems erreicht wird, denn immer bleibt eine Potentialdifferenz die Bedingung für die einseitige Wasserbewegung. Dasselbe gilt ebenso für imbi-

1) Jahrb. f. wiss. Bot., 1884, Bd. XV, p. 569.
2) Sitzungsber. d. Berlin. Akadem., 1886, Bd. 34, p. 561,

birte Wandungen und principiell ändert sich nichts, wenn die lebende Zelle aus angrenzenden todten Wandungen, Papierstücken oder Erdmassen zu schöpfen hat.

Die Festhaltung dieser physikalischen Nothwendigkeiten ist auch von hoher Wichtigkeit für die Beurtheilung der Wasserbewegung in höheren Pflanzen. In diesen haben im Allgemeinen aus den zuleitenden Gefässbündeln die umgebenden Gewebe ihren Wasserbedarf zu entnehmen und z. B. in dem Blatte — an welches wir uns hier allein halten wollen — ist durch das Berippungssystem erreicht, dass zur Versorgung des Parenchyms das Wasser nur kurze Wegstrecken von den Gefässbündeln aus durchlaufen muss. Es spricht auch nichts dagegen, dass diese Entnahme und Bewegung des Wassers in dem Parenchyme durch die vorhin discutirte Potentialdifferenz betrieben wird. Doch würde diese auch dann als Factor voll bestehen bleiben, wenn ausserdem, wovon wir absehen, active einseitige Wasserauspressung, etwa analog wie bei der Blutung, eine Rolle mitspielen sollte.

Soll also den Gefässbündelelementen Wasser entzogen werden, so muss in diesen das Potential (die Energie der Wasseranziehung) mindestens etwas geringer sein, als in dem aufnehmenden Parenchyme, denn im umgekehrten Falle würde letzteres unvermeidlich Wasser an das Gefässbündel verlieren. Der höchste zulässige Werth der wasseranziehenden Energie in den angrenzenden Gefässbündelelementen wird also durch das bezügliche Energiepotential im lebenden Parenchym bemessen. Dieses findet seinen Ausdruck in der Senkung der Turgorkraft unter den in den gegebenen Bedingungen maximalen Turgescenzzustand, denn mit Erreichung des letzteren ist, wie hoch die osmotische Kraft immer sein mag, eine wasserbefördernde Wirkung ausgeschlossen. Demgemäss ist mit der vergleichend plasmolytischen Methode in unseren Fragen nichts zu erreichen, wohl aber sind in Beachtung von Biegungsetasticitit, Compressionswirkung, Wasseraufnahme bis zum Maximalturgor u. s. w. Mittel geboten, um diese Turgorsenkung mehr oder weniger genau zu ermitteln. Aus dieser werden wohl leichter als aus den damit ebenfalls präcisirten Imbibitionsverhältnissen der Zellwand brauchbare Zahlenwerthe im angegebenen Sinne zu erhalten sein. Diese beiden Energiewerthe dürften der Regel nach in der-

selben Zelle keine grösseren Differenzen bieten, da deren Ausgleichung augenscheinlich schnell erfolgt, wie schon aus den Erscheinungen des Welkens resp. Straffwerdens und der Plasmolyse zu entnehmen ist.

Würde man also wissen, bei welchem Minimum von Turgorsenkung in Blättern noch Wasserbewegung nach diesen möglich ist, so wäre auch die Energie bekannt, mit welcher im höchsten Falle die angrenzenden Gefässbündel rückwärts eine wasseranziehende Wirkung ausüben können. Massgebende Untersuchungen fehlen, doch macht es den Eindruck, als ob bei reichlicher Wasserversorgung der Wurzeln und bei mässiger Transpiration die am Gipfel hoher Bäume befindlichen Blätter nur wenig von dem maximalen Turgescenzzustand abweichen. Dieses zulässige Minimum ist zunächst von besonderer Bedeutung und wohl zu unterscheiden von den möglichen höheren Energiepotentialen, welche mit dem Welken der Blätter schliesslich den vollen Werth der Turgorkraft (also oft 4—8 Atmosphären) erreichen können. Solche Steigerung der Saugkraft ist aber natürlich für die Wasserversorgung der Blätter von wesentlicher Bedeutung, da damit Beschleunigung der Wasserbewegung bei vermehrter Transpiration und auch die Fähigkeit erreicht wird, einem wasserärmer gewordenen Gefässbündel noch Wasser zu entnehmen.

So geringe Energie aber, wie sie in den Gefässbündelendigungen bei der Wasserbewegung zulässig scheint, ist jedenfalls unzureichend, um die Filtration einer ausreichenden Wassermenge durch längere Strecken des Holzkörpers zu erzielen, ganz abgesehen davon, dass mit so geringer Kraft eine Hebung bis in hohe Bäume unmöglich ist. Letzteres gilt nicht nur für capillares, sondern auch für imbibirtes Wasser. Eine nähere Auseinandersetzung dieses Punktes ist wohl nicht nöthig und es möge nur nochmals betont werden, dass, sofern die transpirirenden Blätter, und mit ihnen die Blattrippen, in hohen Bäumen sich dem maximalen Sättigungszustand zu nähern vermögen, als Betriebsmittel hohe Imbibitionskräfte ausgeschlossen sind, auf welche die Imbibitionstheorie reflectiren zu können glaubte.

Ohne irgend eine bestimmte Voraussetzung über die Mechanik der Wasserbewegung in den Leitbahnen, kommen wir also zu dem, übrigens auch schon aus anderen Argumentationen gezogenen Schlusse, dass das Wasser anderweitig, d. h. durch in den Leitbahnen entwickelte Kräfte, in die Höhe geschafft und somit das in solcher

Weise auf höheres Niveau gehobene Wasser den aus den Gefässbündeln schöpfenden Zellen geboten wird. In allgemeinsten Zügen lässt sich das Verhältniss etwa mit einem Felde vergleichen, zu dessen Berieselung zunächst das Wasser aus tieferer Lage mit irgend welchen Einrichtungen gehoben werden muss. Indem nun dieses gehobene Wasser, analog wie in den Blattrippen, durch ein verzweigtes System von Kanälen und Kanälchen vertheilt wird, hat die angrenzende Erde, die wie das Parenchym mit den Leitbahnen in Contact tritt, durch ihre Saugwirkung nur auf kürzere Strecken Wasser zu transportiren und vermag so auch ein Erdreich feucht zu erhalten, welches bei grösserem Abstand von den versorgenden Wasserläufen weitgehend austrocknen würde.

Aus Erfahrungen und Erwägungen, die bei GODLEWSKI und SCHWENDENER nachgesehen werden müssen, geht ebenfalls hervor, dass die Imbibitionstheorie [1]) unzureichend ist und eine Beförderung von Wasser innerhalb leitender Elementarorgane mithelfen muss, ferner dass Imbibition der Wandungen, Capillarität und Luftdruck für sich und in ihren übersehbaren statischen Combinationen zur Hebung des Wassers auf ansehnliche Höhe nicht ausreichend sind [2]). Diese Schlüsse gelten auch für den Fall, dass lebende (inactive) Zellen in die Leitbahnen eingeschaltet sind, oder dass in todten Elementarorganen durch Alternation von Luft und Wasser die JAMIN'sche Kette hergestellt ist. Ein zureichender Auftrieb einer Wassersäule durch eine in der

1) In meiner Physiologie musste ich die Imbibitionstheorie von SACHS zu Grunde legen, da dieses die einzige durchgebildete Theorie war und die sie widerlegenden Versuche und Erwägungen später publicirt wurden.

2) In den Arbeiten von GODLEWSKI und SCHWENDENER finden auch BÖHM's frühere Auffassungen ihre Widerlegungen und ebenso ergiebt sich aus den bezüglichen Klarlegungen durch jene Forscher von selbst, dass auch BÖHM's neueste Wendung (Berichte d. bot. Gesellschaft, 1889, Generalversammlung, p. 46) unhaltbar ist, welche sich dahin zuspitzt, dass allein Capillaranstieg (ohne anderweitige Mithilfe) den Wassertransport leisten soll. Wenn BÖHM ferner in Bezug auf die einzelne turgescente Zelle Existenz oder Bedeutung von osmotischer Spannung leugnet, so weiss ich nicht, wie er sich mit physikalischen Thatsachen und der jedermann geläufigen Erfahrung abfindet, dass nach Aufhebung des Turgors die Gewebe collabiren und mit dem Tode die von BÖHM zu Hilfe genommene elastische Spannung der Zelle durch keine Wasserzufuhr, auch nicht bei gleichzeitiger Aufhebung des Luftdrucks wiederkehrt.

Wurzel oder in der Stammbasis thätige Kraft ist aber bekanntlich nicht vorhanden. So erscheint schliesslich als einzige Möglichkeit eine Vertheilung der hebenden Energie auf viele einzelne Punkte der Leitbahn, vermöge welcher also das Wasser von Stufe zu Stufe auf immer höheres Niveau, analog etwa wie in einem System superponirter Pumpwerke gehoben wird. Dabei können natürlich Capillaranstieg und Imbibition von jedem neuen Niveau ab als Hebungs- und Beförderungsmittel für begrenzte Strecken im Betriebe dienstbar sein.

Wie aber im Näheren der Betrieb zu Stande kommt, ist gänzlich unaufgeklärt. Es fehlt sogar die sichere Entscheidung über die zunächst besonders wichtige Frage, ob eine passive oder active Mitwirkung lebendiger, resp. lebensthätiger Zellen nothwendig ist oder nicht. STRASBURGER[1]) entscheidet sich allerdings für letzteres auf Grund von Versuchen, in welchen Stengel auf längere Strecken getödtet waren, doch ist in diesen Versuchen, wie ich hier nicht ausführen will, nicht die ausreichende Umsicht und Kritik angelegt, durch welche sie allein beweiskräftig werden könnten. Uebrigens hat STRASBURGER nicht versucht, durch geistige Verarbeitung seines Materiales das Zustandekommen der Wasserbewegung causal aufzuklären.

Die Entscheidung, ob Leben oder Lebensthätigkeit mitzuwirken haben, ist allerdings in erster Linie von hoher Bedeutung, da damit eine wesentliche Präcision und Einengung der ganzen Fragestellung erreicht wird. So lange Betheiligung von Vitalität nicht ausgeschlossen ist, bleibt es denkbar, dass lebende Zellen irgendwie (etwa durch active einseitige Wasserbeförderung, wie sie dem Bluten zu Grunde liegt) in der Hebung des Wassers auf höheres Niveau oder auch noch anderweitig thätig eingreifen. Sind aber lebendige Elementarorgane unnöthig, so ist die Frage wesentlichst vereinfacht und auf ein rein physikalisches Problem reducirt, dessen volle Lösung bei umsichtiger Berücksichtigung aller Bedingungen unzweifelhaft gelingen wird. — Bei dieser Gelegenheit möchte ich daran erinnern, dass die Capillaritätsgesetze nur Abstractionen aus bestimmten Erfahrungen sind und durchaus nicht den vollen Ausdruck dessen geben, was

---

1) Bau u. Verrichtung der Leitungsbahnen, 1891, p. 645.

mit den auch der Capillarität zu Grunde liegenden Molekularkräften in anderen Bedingungen erreichbar ist, dass ferner immer noch gewisse Variationen im Systeme Bedingung für Erzielung und Fortdauer der Wasserhebung sein können, die bekanntlich bei Umkehrung des Stengels in inverser Richtung realisirbar ist.

Es hätte keinen Zweck, hier weiter die mannigfachen Fragen zu discutiren, welche mit dem Problem der Wasserbewegung und der Einengung dieser in bestimmte Bahnen verknüpft sind. So ist auch ein Eingehen auf die Wasserentnahme aus dem Boden unnöthig, in welcher turgescirende Parenchyme dem Boden Wasser zu entziehen und an die Leitbahnen abzugeben haben. Principiell gelten hier gleiche Bedingungen, wie im Blatte und seit HALES ist bekannt, dass auch eine vom Blatt zu den Gefässbündeln gehende Wasserbewegung durch Herbeiführung der nöthigen Constellationen eingeleitet werden kann. Ebenso wird in den Wurzeln eine nach aussen gerichtete Wasserbewegung erreicht, sobald die peripherischen Parenchyme, sei es durch Transpiration, sei es durch Berührung mit genügend trockenem Boden, ausreichend Wasser verlieren[1]).

Durch die Steigerung der Wasseranziehung, z. B. in den transpirirenden Paremchymen, wird die Ausgiebigkeit der zuführenden Wasserbewegung in den Leitbahnen jedenfalls in gewissen Grenzen geregelt. Sofern vitale Thätigkeit in den Leitbahnen eine Rolle spielt, würde eine correlative Reizwirkung als Ursache der Regulation naheliegend sein. Doch auch wenn eine vitale Thätigkeit ausgeschlossen ist, bleibt in der Wasserentziehung eine Variable gegeben, welche in sehr verschiedenem Sinne, direct oder indirect, auf den Gesammtvorgang der Wasserbeförderung influiren könnte. Ohne tiefere causale Einsicht in diesen Process ist jedoch eine Discussion dieser Fragen überflüssig.

Auch in Bezug auf die um die Leitbahnen liegenden inactiven Gewebe taucht eine Summe von weiteren Fragen auf, von denen ich hier nur auf eine hinweisen möchte.

---

1) Diese nothwendigen Consequenzen sind mit den verschiedensten Theorien der Wasserbewegung vereinbar und es ist mir unverständlich, wie BÖHM (Berichte d. bot. Gesellschaft, 1890, p. 311) in diesen Thatsachen einen Beweis speciell für seine Capillaritätstheorie finden will.

Denken wir uns einmal continuirliche Zellketten der Rinde oder speciell des Siebtheils derart isolirt, dass nur an der Basis ein Wasseraustausch möglich ist, so wird nach Erreichung des stationären Zustandes, bei isosmotischem Inhalt, die factische Turgorspannung der Haut nach oben abnehmen. Am Einfachsten ist dieses einzusehen, wenn wir eine einzelne lange Zelle mit homogenem Inhalt supponiren, die mit der Basis in Wasser taucht. Der überall gleichen osmotischen Kraft wirkt der mit der Höhe steigende Zug der inneren Wassersäule entgegen, durch welche die angestrebte osmotische Spannung der Haut entsprechend vermindert und, bei genügender Wasserhöhe, auf Null gebracht wird[1]). Die Verhältnisse bleiben unverändert, wenn man nun durch Fächerung dieser Zelle eine Zellkette entstehen lässt. Wird in solchem Gleichgewichtszustand einer der oberen Zellen Wasser zugeführt, so muss eine abwärts zielende Filtration beginnen[2]). Durch das in den Gefässbündeln auf höheres Niveau gehobene Wasser wird aber eine entsprechende Wasserzufuhr den genannten inactiven Geweben zu Theil, in welchen demgemäss (zunächst in voll turgescentem Zustande) die Tendenz zu einer abwärts zielenden Wasserbewegung und zur Herstellung des genannten Gleichgewichtszustandes zu erwarten ist. Damit ist nicht gesagt, dass diese Bestrebungen in merklicher Weise zum Ausdruck kommen, denn einmal kann schon die in dieser Hinsicht wichtige langsame Filtration durch turgescente Gewebe compensirend eingreifen und zudem sind antagonistische Wirkungen in verschiedenem Sinne denkbar.

---

1) Diese Fragen kommen auch z. B. für die Milchröhren in hohen Bäumen in Betracht.

2) Ein Gleichgewichtszustand wird immer erst erreicht, wenn jeder einseitige Druck ausgeglichen ist, sofern überhaupt Zellen oder Zellhäute Wasser passiren lassen und mit Wasser in Berührung sind. Ich bemerke dieses, weil manche Bemerkungen in den auf Wasserbewegung bezüglichen Arbeiten den Anschein erwecken müssen, also ob, unter obigen Voraussetzungen, im Gleichgewichtszustand eine drückende Wassersäule getragen werden könne. Schon aus der Erwägung, dass Wassertheilchen sich immer einwärts und auswärts bewegen, folgt unmittelbar, dass die Filtration fortdauert, so lange noch ein einseitiger Ueberdruck besteht. Auch ergiebt die bekannte Formel Poisseulle's für Ausfluss aus engen Röhren für jeden endlichen Druckwerth einen positiven Ausfluss. Natürlich ist aber eine beliebig weitgehende Verlangsamung des Ausflusses möglich, so dass die Filtration unter Umständen in der Praxis vernachlässigt werden kann.

Doch ist bisher noch nicht geprüft, ob nicht unter Umständen, und speciell bei Vorhandensein von Blutungsdruck, eine absteigende Wasserbewegung in gewissen Geweben normal besteht und so ist sogar möglich, dass eine solche Wasserbewegung für gewisse Zwecke, wie z. B. für die abwärts gerichtete Stoffwanderung im Siebtheil oder anderen Geweben, eine Bedeutung gewinnt.

Ein einseitiges Hervortreten von Wasser ist eine auf verschiedene Weise erreichbare Leistung, welche in der Pflanze sowohl durch actives Auspressen aus einer Zelle, als auch durch Contact dieser mit osmotisch wirksamer Substanz — sagen wir kurz, durch osmotische Saugung — erzielt wird. Die Erklärung des Blutungsdruckes, durch welchen Wasser aus Wunden oder Wasserspalten hervorgetrieben wird, fordert bekanntlich ein actives Hervorpressen von Wasser aus einzelnen Zellen und ein entsprechender Wasseraustritt wird auch an gewissen einzelligen Organismen oder Organen beobachtet[1]).

Allgemeine Bedingung für einen einseitigen Wasseraustritt ist, dass an dem bezüglichen Flächenstück der Zelle der Austritt von Wasser den Eintritt überwiegt. Ohne Ausgabe gelöster Substanz und ohne Mitwirkung osmotischer Saugung ist dieses u. a. erzielbar, indem im Innern der Zelle local eine Differenz der Concentration (d. h. der osmotischen Leistungsfähigkeit) oder ein genügender Temperaturunterschied unterhalten wird[2]). Ferner wäre dieses Ziel durch periodische Volumschwankungen (Contractionen) der Zellen erreichbar, wenn durch irgend welche Eigenschaften der Zellhaut oder des Protoplasmas die Filtrationswiderstände von ungleichem Werthe, also einseitig gefördert wären. Jedenfalls ist aber eine besondere Activität (ein Energieaufwand) zur Erzielung von einseitiger Wasserauspressung nothwendig, die, so lange Diosmose ausgeschlossen ist, durch einfache Veränderungen in der Qualität oder dem Filtrationswiderstand der Plasmahaut nicht erreicht wird[3]). Da die Energie der innern

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. I, p. 168.

2) Näheres siehe PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen. 1890, p. 303.

3) Vgl. PFEFFER, l. c., p. 302.

Ursache mindestens der Intensität des Blutungsdruckes äquivalent sein muss, so kann z. B. einem hohen Blutungsdruck eine geringere Temperaturdifferenz nicht zu Grunde liegen, weil mit dieser die osmotische Energie sich nur wenig ändert[1].

Treten von aussen gelöste Stoffe an die Zelle, so wird bekanntlich in dieser ein äquivalenter osmotischer Werth äquilibrirt und dementsprechend die Turgorwirkung gegen die Zellwand herabgedrückt. Wird aber eine inhomogene Vertheilung im Aussenmedium unterhalten, so kommt eine begünstigte Wasserbewegung nach dem Orte höherer Concentration, also ein entsprechender Wasserstrom durch die Zelle, nothwendig zu Stande. Principiell liegt hier ebensowohl eine osmotische Saugung vor, wie bei Wasseranziehung durch eine Nachbarzelle, welche durch Wasserverlust ein höheres Energiepotential gewann. Ein solches Energiepotential bewirkt aber Wasserfiltration in analoger Weise, wie ein äquivalenter Druck und die Triebkraft kann deshalb schon bei einem geringen wirksamen Concentrationsunterschied in der extracellularen Lösung ansehnlich sein, da in einprocentiger Lösung Glucose einen osmotischen Druck von 1,3, Kalisalpeter von 3,4 Atmosphären erzeugt.

Da es nur auf die inhomogene Vertheilung des gelösten Stoffes ankommt, so ist es für den Erfolg gleichgiltig, ob jene durch Secretion gelöster Stoffe aus der Zelle, durch Metamorphose der Zellhaut, durch Hinzutritt von aussen oder auf andere Weise erreicht wird. Auch ist es klar, dass eine Concentrirung der wirksamen Lösung (z. B. durch Transpiration) in analoger Weise wie ein Wasserverlust aus einer Zelle ein Energiepotential erzielt, resp. verstärkt.

Dieses Princip der osmotischen Saugung kommt in der Wasserversorgung der Nectarien zur Geltung[2]. Abgesehen davon, dass in gewissen Pflanzen ein Auswaschen der Nectarien die Secretion zum Stillstand bringt, deren Thätigkeit aber durch Zugabe von Zucker u. s. w. wieder erzielt werden kann, liefert der Fortbestand der Nectarflüssigkeit bei weitgehendem Welken den Beweis, dass unter diesen Umständen eine active Wasserauspressung nicht mitwirkt. Denn eine solche ist unter den in der Pflanze gebotenen Bedingungen bei

1) PFEFFER, l. c., p. 308.
2) Vgl. PFEFFER, Physiologie, Bd. I, p. 176.

ansehnlicher Senkung des Turgescenzzustandes, wie leicht einzusehen ist, unmöglich. Thatsächlich scheint die in den Nectarien immer wirksame osmotische Saugung völlig ausreichend zu sein, doch wäre es möglich, dass daneben, im turgescenten Zustande, in gegebenen Fällen eine active Hervorpressung von Wasser mitwirkt.

Als Mittel zum Zwecke hat natürlich die Pflanze dafür zu sorgen, dass an dem geeigneten Orte gelöste Substanz gewonnen wird und dass die Concentration dieser in dem Nectarium höher bleibt, als in der Imbibitionsflüssigkeit in den Wandungen der angrenzenden oder auch nur der etwas tiefer liegenden Zellen. Diese nöthige Versorgung mit Glucose (oder anderen löslichen Körpern) wird nun in den Nectarien theilweise durch Metamorphose der Wandung, theilweise durch Secretion aus den angrenzenden Zellen erreicht.

Die Deutung der Herkunft der im Nectarium vorhandenen gelösten Stoffe berührt, wie schon bemerkt, gar nicht die eigentliche Mechanik der Wasserversorgung. Anderweitige Einwände gegen die osmotische Saugung[1]) als Ursache dieser Versorgung beruhen nur auf einem Verkennen der physikalischen und physiologischen Grundlagen, die in Obigem in zureichender Weise gekennzeichnet sind. Hinzufügen will ich noch, dass jede Wasserbewegung, also eine active Beförderung so gut wie eine osmotische Saugung, in gleicher Weise die Filtrationswiderstände in den abgebenden Zellen zu überwinden hat, dass ferner, wie die Jedermann bekannte Plasmolyse lehrt, eine osmotische Saugung schnelle Wasserbewegung durch eine permeable Wandung erzielen kann, dass endlich, sofern der Nectar concentrirter als die Imbibitionsflüssigkeit der Zellhaut ist, unbedingt eine Triebkraft besteht, welche Wasser nach dem Nectarium zu befördern sucht. Schon bei einer einseitigen Concentrationsdifferenz von 1 Proc. Glycose beträgt diese Triebkraft 1,3 Atmosphären, erreicht also den höchsten bekannten Blutungsdruck, und bei 10 Proc. Glycose würde die Triebkraft auf ungefähr 13 Atmosphären steigen.

---

1) Vgl. BÜSGEN, Der Honigtau, 1891, p. 31. — Beiläufig bemerkt, kann kein löslicher Körper, so lange er trocken aufliegt, eine osmotische Saugung bewirken. Nach dem Anfeuchten erzielen aber auch die im feuchten Raume nicht zerfliessenden Salze (Kaliumsulfat u. a.) eine Wasserbewegung durch eine benetzte und benetzungsfähige Cuticula.

X. Die Betriebskräfte in der Stoffwanderung.

Der wasserdurchtränkte Pflanzenkörper bietet den Raum und die Möglichkeit für die Wanderung gelöster Stoffe, welche in principieller Hinsicht von der Wasserversorgung und Wasserbewegung zu unterscheiden ist. Die wichtigste Grundlage für die Stoffwanderung gelöster Körper (welche allein hier berücksichtigt werden) bildet die Mechanik des Austausches einer einzelnen Zelle. Denn Aufnahme und Ausgabe seitens einer lebenden Zelle spielt jedenfalls, und häufig in vielfacher Wiederholung, eine Hauptrolle, wenn auch auf kürzere oder längere Strecken ein Transport in der Imbibitionsflüssigkeit der Wandungen, innerhalb todter Elementarorgane u. s. w. mitwirkt.

Die Grundprincipien der Mechanik des Stoffaustausches, sowie der Anhäufung und Wiederausgabe von Körpern wurden in jüngerer Zeit behandelt[1]) und mit Verweisung auf diese Darstellung kann ich mich hier kurz fassen. Sofern gelöste Molekeln Zellwand und Plasmahaut passiren, dauert deren diosmotische Beförderung bis zur Herstellung des Gleichgewichtszustandes. Wird dieser immer wieder durch Verbrauch, Metamorphose u. s. w. gestört, das nöthige Energiepotential also unterhalten, so setzt sich demgemäss die diosmotische Bewegung fort, welche je nach den Verhältnissen einwärts oder auswärts gerichtet ist und z. B. im ersten Falle mit oder ohne Anhäufung von gelösten oder ungelösten Stoffen, also auch mit oder ohne Zunahme des osmotischen Druckes in der Zelle sich vollziehen kann.

Die Bewegung in der Diffusion und der Diosmose wird bekanntlich durch Molekularkräfte vermittelt, das bedingende Energiepotential, d. h. ein ungleicher Partiärdruck, wird aber in der Pflanze zumeist durch chemische Vorgänge erzielt und unterhalten (vgl. p. 169). Als Mittel zum Zwecke greifen auch solche Vorgänge im Plasma ein, welche einfach nur die Durchlässigkeit für einen bestimmten Körper herbeiführen. Denkbar ist es übrigens auch, dass das Protoplasma durch eigene Thätigkeit einen Körper entgegen dem Partiärdruck, also zu Orten höherer Concentration befördert, doch ist es nicht

---

1) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 279.

nöthig, diesen Fall hier weiter zu beachten, dessen Realität durch die bisherigen Erfahrungen nicht nothwendig gefordert wird[1]).

Abgesehen von der Durchlässigkeit der Plasmahaut und der Zellhaut (welche letztere wir hier immer in einer leicht permeablen Qualität voraussetzen) sind Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der diosmotischen Bewegungen von dem Energiepotentiale, also von der Concentrationsdifferenz, zu beiden Seiten der Scheidewand abhängig, erreichen also bei möglichst hohen Werthen dieser Differenz ein Maximum. Durch Diffusionsbewegung allein, welche eine nur langsame Fortbewegung der Molekeln erzielt, wird im Allgemeinen die höchste mögliche Concentrationsdifferenz nicht unterhalten werden, wohl aber durch ausreichende mechanische Mischung (gleichviel wie diese zu Stande kommt) innerhalb und ausserhalb der Zelle. Auf diese Weise ist also eine mehr oder weniger ansehnliche Beschleunigung des Austausches erreichbar. Ausserdem ist natürlich auch möglich, dass z. B. eine einseitig gerichtete Wasserbewegung die diosmotische Bewegung durch die Wandung beschleunigt, während nicht anzunehmen ist, dass die relativ geringe Energie der vorkommenden Wasserstromkraft in rein mechanischer Weise den Durchtritt eines nicht diosmirenden Körpers erzwingt.

Aus Obigem ergiebt sich, durch welche Verhältnisse eine Beschleunigung der Stoffwanderung erreicht wird, deren bes ndere Complicationen wir hier nicht verfolgen[2]). Bewegt sich z. B. ein Körper von Zelle zu Zelle, also unter wiederholter Aufnahme und Ausgabe, so wird mechanische Mischungsthätigkeit im Protoplasma und Zellsaft, durch Unterhaltung eines thunlichst hohen Energiepotentials zu beiden Seiten der Scheidewand, die diosmotische Durchwanderung beschleunigen. Zugleich durchläuft mit dieser Mischungsthätigkeit ein übertretendes Stofftheilchen in kurzer Zeit innerhalb der Zelle die ganze Länge dieser, also eine Wegstrecke, welche bei ausschliesslicher Diffusionsbewegung vielleicht einen sehr erheblichen Zeitaufwand erfordern würde. Dieserhalb und wegen der Verminderung der Scheidewände begünstigt die Länge der Zelle die

---

1) Vgl. PFEFFER, l. c., p. 290.

2) Vgl. auch PFEFFER, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, 1886, Bd. II, p. 312.

Schnelligkeit des Stofftransportes. Doch ist nicht zu vergessen, dass bei dünner Wandung die diosmotische Wegstrecke nur einen Bruchtheil der ganzen Bahn beträgt und demgemäss, sofern günstige Bedingungen vorliegen, selbst durch kürzere Zellen ein schneller Stofftransport möglich ist.

Wie ausgiebig die Stoffbewegung, selbst bei Vermeidung einseitiger Wasserströmung, ausfallen kann, wird direct durch die Aufnahme von Anilinfarben demonstrirt, welche zudem bei grossem Molekulargewicht nur langsam diffundirende Körper sind[1]. Selbst bei einem Farbstoffgehalt von nur 0,0005 bis 0,001 Procent, also bei sehr geringem Energiepotentiale, wird die Aufnahme gewisser Farbstoffe fast sogleich durch Färbungen in der lebenden Zelle sichtbar und in wenigen Stunden kann in der im Zellsaft gespeicherten Verbindung 1000 mal mehr Farbstoff als in einem gleichen Volumen der Aussenflüssigkeit enthalten sein. Aber auch dann vollzieht sich schnell solche Anhäufung in speichernden Binnenzellen, wenn der Farbstoff zu deren Erreichung einige umhüllende Zelllagen zu passiren hat.

Für mechanische Mischungen sind wohl immer in der Pflanze Bedingungen gegeben und die Erwähnung von mechanischen Bewegungen, Temperaturdifferenzen, Wachsthumsvorgängen, Protoplasmabewegung u. s. w. genügt, um daran zu erinnern, dass die nöthige Energie sowohl durch äussere Kräfte, als auch durch active Thätigkeit des Organismus geliefert werden kann[2]. Für den Erfolg ist die Ursache solcher Mischung ohne Bedeutung und es ist auch eine einseitige Auffassung, wenn de Vries speciell die Protoplasmaströmungen für Erreichung genügend schnellen Stofftransportes nothwendig erachtet, eine Auffassung, welche thatsächlich unrichtig ist, weil solche Strömung normalerweise zumeist fehlt und in der Mehrzahl der von de Vries für allgemeine Verbreitung angeführten Fälle erst durch die Verletzung hervorgerufen wird[3].

Eine einseitige Wasserbewegung wird sowohl bei der Wanderung durch lebende Zellen, als auch beim Transport in imbibirten

1) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 195, 299 u. s. w.

2) Ebenda, p. 314.

3) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 278. Ausser der dort citirten Arbeit wird bald eine weitere bezügliche Untersuchung von Dr. Hauptfleisch erscheinen.

Wandungen oder in todten Elementarorganen in hohem Grade auf beschleunigte Fortschaffung hinzuwirken vermögen. Bekanntlich ist in diesem Sinne die Wasserbewegung im Holzkörper für den Transport der aus dem Boden aufgenommenen Salze von wesentlicher Bedeutung und bei gleichzeitiger lebhafter Transpiration kann auf diese Weise in den Blättern eine gewisse Concentration der Lösung, damit aber auch ein Energiepotential erzielt werden, durch welches eine entgegengesetzt gerichtete Diffusionsbewegung angestrebt wird. Eine merkliche Fortschaffung durch letztere wird natürlich ein genügend intensiver Wasserstrom verhindern können und es ist offenbar eine physiologisch wichtige Einrichtung, dass die nach abwärts zielende Stoffwanderung sich in Gewebecomplexen vollzieht, welche nicht der aufwärts gerichteten Wasserbewegung dienstbar sind[1]).

Kann also die Beförderung eines gelösten Stofftheilchens sowohl mit als ohne Aufwand von Energie seitens der Pflanze erreicht werden, so bedarf es einer Thätigkeit und im Allgemeinen einer chemischen Operation in dieser, um das nöthige Energiepotential herzustellen und zu unterhalten. Der Energiewechsel in solcher bedingenden Operation bleibt aber derselbe, ob der chemische Umsatz sich über dem Boden oder in der Spitze eines Baumes vollzieht. Sofern also die Beförderung nach den Verbrauchsorten durch osmotische Kräfte (Diffusion und Diosmose)[2]) und äussere mechanische Einwirkungen, also ohne Aufwand von Seite der Pflanze erreicht wird, ist mit höherer Hebung des Stoffes kein erhöhter vitaler Aufwand verknüpft (abgesehen von der auf das Wachsthum verwandten Energie). Ein analoges Verhältniss bietet übrigens die Kohlensäure, welche bei verhältnissmässig langsamer Diffusion der Gase, durch die Luftbewegungen genügend schnell dem Blatte zugeführt wird,

1) Auf die Möglichkeit, dass unter Umständen vielleicht eine abwärts strebende Wasserbewegung eine Rolle für Stoffwanderung spielen könnte, wurde p. 266 hingewiesen.

2) Ueber Diffusionsenergie vgl. OSTWALD, Lehrbuch d. allgem. Chemie, 1891, Bd. I (II. Aufl.), p. 697. — Ebenda p. 700 ist auch der in unseren Fragen ganz verschwindende Einfluss nachzusehen, welchen die Schwerkraft auf die Concentration in verschiedener Höhe innerhalb einer Flüssigkeitssäule ausübt. — Die Schnelligkeit der Bewegung durch osmotische Energie (Diffusion, Diosmose) ist natürlich von dem Concentrationsgefälle abhängig, wird somit, bei gleicher Concentrationsdifferenz der Endpunkte, durch vermehrten Abstand dieser verringert.

in welchem die verarbeitende Thätigkeit der Chlorophyllkörper das nöthige Energiepotential schafft. In der Ansammlung fester und gespeicherter gelöster Körper, welche von den stützenden Pflanzentheilen getragen werden, ist natürlich eine der Masse und der Höhenlage entsprechende Summe potentieller Energie geboten (vgl. p. 169).

Mit Rücksicht auf die Stoffwanderung muss hier noch der die Protoplasten benachbarter Zellen verbindenden Protoplasmafäden gedacht werden, welche, nachdem ihre allgemeine Verbreitung erkannt war, wohl auch als die einzigen oder wesentlichsten Wege der Stoffwanderung angesprochen wurden, ohne dass übrigens beweisende Gründe vorgebracht oder die Frage unter Zugrundelegung realer Thatsachen klar discutirt worden wäre[1]).

Für den Stofftransport wäre eine active oder nur passive Betheiligung der Plasmafäden in Erwägung zu ziehen. Im letzteren Falle kämen dieselben, ebenso wie die Zellhaut, nur als Bahnen für Diosmose (oder Diffusion) in Betracht, während im ersten Falle an ein Fortschleppen des Stoffes mit dem selbst wandernden Plasma oder an eine besondere forttreibende Wirkung in dem ausserdem ruhenden Plasmafaden zu denken wäre. In jedem Falle aber muss bei solcher Localisirung die Bewegung einer gegebenen Stoffmenge sehr beschleunigt werden, da der Querschnitt der gesammten Plasmakanälchen immer nur einen kleinen Bruchtheil der diosmotisch wirksamen Zellwandfläche ausmacht.

Erfahrungen und Erwägungen führen in der That zu dem Schlusse, dass durch Diosmose von einem einigermassen diosmirenden Körper in gleicher Zeit mehr Substanz durch die Plasmahaut und die Zellhaut (nur gut permeable sind hier in Betracht zu ziehen) geschafft werden dürfte, als durch die passiv gedachten Plasmafäden. Wenn also Kienitz-Gerloff gerade aus der Annahme unzureichender diosmotischer Transportfähigkeit durch die Wandungen die Stoffwanderung in die Plasmafäden verlegen zu müssen glaubt — und eine andere zu beachtende Argumentation ist nicht gegeben —, so steht er auf einem positiven Erfahrungen widersprechenden Boden.

Erinnert sei zunächst daran, dass Diffusion und Diosmose ungefähr gleich schnell in sehr weicher und in sehr consistenter Gallerte

---

1) Kienitz-Gerloff, Botan. Zeitung, 1891, p. 50 u. d. dort citirte Literatur.

erfolgen. Auf Grund dieser physikalischen Erfahrung ist für einen diosmirenden Körper ein grosser Unterschied in der Bewegungsschnelligkeit durch die dünne Zellwand und den gleichlangen Plasmafaden nicht zu erwarten und diese Differenz müsste schon sehr ansehnlich sein, wenn damit der Vortheil der grösseren Wandfläche ausgeglichen werden sollte. Bei der schon erwähnten schnellen Aufnahme gewisser Anilinfarben aus dem umgebenden Wasser kommen aber Plasmafäden (selbst wenn Fortsätze in der Zellwand vorhanden sein sollten) überhaupt nicht als offene Bahnen in Betracht. Auch diosmiren diese Farbstoffe sehr schnell durch die Wandung der todten Zelle, ferner in die plasmolytisch contrahirten Protoplasten der Epidermis und ebenso der Binnenzellen, deren Continuität mit den Plasmakanälchen vernichtet ist. Uebrigens kann der schnelle Verlauf der Jedermann bekannten Plasmolyse die schnelle diosmotische Bewegung von Salzen durch eine leichter permeable Wandung ins Gedächtniss rufen und es ist nicht nöthig, dass ein Körper, sofern er überhaupt die viel dünnere Plasmahaut passirt, absolut langsamer durch diese wandert.

Aus der guten Ernährung von Pilzen mit Colloiden, wie mit Pepton oder Dextrin, ist auch nur zu entnehmen, dass diese Körper mit ausreichender Schnelligkeit in die Zelle gelangen, während Plasmafäden, selbst wenn solche bis an die äussere Oberfläche reichen sollten, nicht mit Plasmahaut umkleidet sein dürften, wenn sie einen Vortheil gegenüber der diosmotischen Aufnahme in das Protoplasma bieten sollen.

Es bedarf wohl keiner Erörterungen, um einzusehen, dass es für die hier discutirte allgemeine Frage zunächst unwesentlich ist, ob in der Aufnahme jener Stoffe eine Metamorphose mitspielt. Uebrigens machen die Plasmakanälchen eine Metamorphose der wandernden Stärke nicht unentbehrlich, da die Grösse dieser Körnchen die Passirung der Kanälchen nicht zulässt. Anscheinend vermag eine dünne Zellhaut (die in kleinen Zellen eine relativ ansehnliche Oberfläche bietet) colloidale Körper in einer für die gewöhnlichen physiologischen Functionen ausreichenden Schnelligkeit passiren zu lassen, die Aufnahme durch die Plasmahaut aber hängt nachweislich nicht von der Molekulargrösse des Stoffes ab und so ist, mit Bezug auf diese, die Aufnahme eines jeden geeigneten colloidalen Körpers in das Proto-

plasma möglich[1]). Auch ist es gar nicht unwahrscheinlich, dass bei dem Eintritt von fettem Oel in die Zelle dieses als solches oder als Oelsäure Zellhaut und Plasmahaut durchwandert[2]).

Fordern also die Erfahrungen über die diosmotische Austauschfähigkeit in keiner Weise für die Stoffwanderung die besondere Inanspruchnahme der Plasmafäden, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass letztere in concreten Fällen zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke mit dem Stofftransport betraut sind. In dieser Weise würde z. B. der Austritt aus der Plasmahaut und damit die Möglichkeit vermieden, dass während der Passirung der Zellwand das einen Algenfaden u. s. w. umspülende Wasser den diosmirenden Körper auslaugt und so einen Verlust für die Pflanze herbeiführt. In solchem und anderen Sinne könnte, trotz der mechanischen Erschwerung des Austausches, der Pflanze ein Vortheil selbst dann noch erwachsen, wenn gleichzeitig ein grösserer Energieaufwand zur Erzielung ausreichender Stoffwanderung nöthig wäre.

Da es noch unentschieden ist, ob die Plasmafäden eine besondere Rolle im Stofftransport spielen, so ist auch die specielle Frage undiscutabel, ob in dieser hypothetischen Wanderung eine active Bethätigung der Plasmafäden mitwirkt. Sollte das zutreffen, so wäre sowohl an eine beschleunigende Wirkung auf die wandernden Stofftheilchen, als auch an Beförderung dieser durch das selbst wandernde Protoplasma zu denken. Es scheint, dass Kienitz-Gerloff wesentlich nur diesen letzteren Modus im Auge hat, der natürlich eine gleich ausgiebige Rückbeförderung nothwendig macht, wenn in den Wanderbahnen die Protoplasmamenge in den Zellen nicht abnimmt und eine einseitige Anhäufung nicht zu Stande kommt (von einer Zerstörung und Wiederbildung und den sich daraus ergebenden Consequenzen wollen wir hier absehen). Für eine solche Circulation des Protoplasmas, die bei ausgiebiger Stoffwanderung recht ansehnlich werden müsste, liegen bislang keine thatsächlichen Beobachtungen vor. Auch ist nicht zu vergessen, dass dann für den Transport eines gelösten Nährstofftheilchens eine relativ ansehnliche Masse in Bewegung zu

---

1) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen, 1890, p. 281.

2) R. H. Schmidt, Flora, 1891, p. 300. Vgl. auch Pfeffer, Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper, 1891, p. 180.

